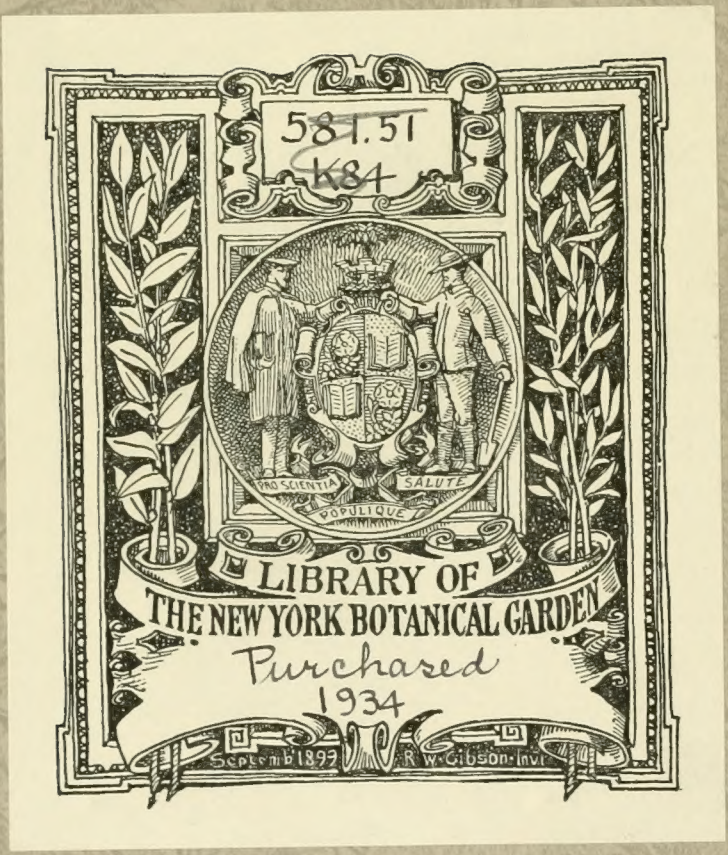

581.51
K84
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1934
Septemb 1899
R W. Gibson. Invt.

58.5
T84

March 30th, 1914. Vol. XXXVI., Art. 3.

東京帝國大學
理科大學紀要

第參拾六册第參編

JOURNAL
OF THE
COLLEGE OF SCIENCE,
IMPERIAL UNIVERSITY OF TOKYO.

K. Koriba.

Mechanisch-physiologische Studien über die Drehung der Spiranthes-Ähre.

TOKYO.
PUBLISHED BY THE UNIVERSITY.
TAISHO III.

Publishing Committee.

Prof. **J. Sakurai,** *LL. D., Rigakuhakushi,* Director of the College, (*ex officio*).

Prof. **I. Ijima,** *Ph. D., Rigakuhakushi.*

Prof. **F. Ōmori,** *Rigakuhakushi.*

Prof. **S. Watasé,** *Ph. D., Rigakuhakushi.*

All communications relating to this Journal should be addressed to the Director of the College of Science.

.566f
K67

JOURNAL OF THE COLLEGE OF SCIENCE, TOKYO IMPERIAL UNIVERSITY.
VOL. XXXVI., ARTICLE 3.

Mechanisch-physiologische Studien uber die Drehung der Spiranthes-Ähre.[1]

Von

Kwan Koriba, *Rigakushi.*
(Botanisches Institut der Kaiserlichen Universität zu Tokio).

Mit 7 Tefeln und 14 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

I. Einleitung.

Infolge früherer Betrachtungen über die Drehung der *Spiranthes*-Ähre (z. B. Irmisch, '53, S.35; Pfitzer, '82, S. 144 ; Velenovský, '10, S.804) kamen wir zu der Ansicht, daß das gewundene Aussehen der Blütenreihe durch Auflösung der Grundspirale dadurch zustande kommt, daß die Blüten, die anfangs in einer gedrängten Ähre angeordnet waren, um die Infloreszenzachse herum ihre kleine Divergenz mehr oder minder ausgleichen und in eine ziemlich gerade Linie über einander zu stehen kommen. Die Drehung selbst betrachtete man aber bisher bloß als eine spezifische Erscheinung der Pflanze, ohne den ursachlichen Zusammenhang näher zu untersuchen (Irmisch l. c.; Masters, '69, S. 319; Pfitzer l. c.; Noll, '88, S. 339; De Vries, '92, S. 174 ; Takeda '08, S. 172; Velenovský l. c.).

MAR 8 1934

Sieht man sich nun die schon gedrehte Ähre etwas näher an, so bemerkt man sofort, daß die Drehung sich nur auf die Infloreszenzachse beschränkt und niemals bei den unteren

1) Vorläufige Mitteilung, siehe: Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. XXXI, 1913, S. 157.

Internodien des Stengels vorkommt.[1] Diese Tatsache weist schon darauf hin, daß die Drehung stets mit bestimmten Eigenschaften der Infloreszenz im kausalen Zusammenhang steht.

Die Drehungsgröße ist je nach der Ähre sehr verschieden. Einerseits gibt es solche, die ungefähr bis zu 1/3 aufgelöst sind; andererseits gibt es aber auch solche, die sich über die gerade Linie hinaus noch weiter drehen, so daß eine antidrome Spirale die Folge ist. Sie schreitet auch von Anfang an nicht gleichmäßig fort und ist erst vor dem Aufblühen auffallend; sie läuft nämlich parallel mit der großen Periode des Wachsens. Die Orientierungsbewegung der Blüten—die ursprünglich invers gestellte dorsiventrale Lage wird durch einfaches Übernicken die Achse entlang nach hinten ausgeglichen—geht auch gleichzeitig vor sich.

Es ist nun zunächst bemerkenswert, daß die Drehungsrichtung der Ähre mit derjenigen der Grundspirale antidrom ist. Denn es ist eine wohl bekannte Erscheinung, daß bei der Zwangsdrehung die Blattspirale aufgelöst wird (De Vries l. c. S. 18, 35, 56, usw.) Daß ferner die Torsionsgröße der *Spiranthes*-Ähre bei den quirlständigen Exemplaren—die nur selten vorkommen—stets kleiner ausfällt, deutet ebenfalls auf die Ähnlichkeit dieser beiden Drehungen hin (vgl. De Vries l. c. S 23). Freilich gibt es hier bei *Spiranthes* kein äußerliches Zeichen von spiraliger Verwachsung der Blattbasen, oder sie ist keine Zwangsdrehung im Sinne De Vries' (l. c. S. 64 u. 83). Dennoch bleibt noch zu entscheiden, ob es etwaige Resistenzgewebe gibt oder nicht. Denn die Gürtelverbindungen und dgl. bei den Zwangsdrehungen, oder die schraubenwendigen Gefäßbündel bei den meisten wachsenden Sprossen (Teitz, '88, S. 419) zwingen die Achse sich bei ihrer Streckung notwendig in die entgegengesetzt schiefe Richtung zu drehen. Anatomische Untersuchungen überzeugten mich aber davon, daß die vorliegende Torsion keine Resistenztorsion—wenn ich sie so nennen mag—ist, die durch die Rückdrehung der schraubenwendig laufenden Hemmungsgewebe herbeigeführt wird.

1) Die Behauptung Irmisches: „Die Drehungen..... finden sich auch zuweilen, doch undeutlich an den unteren Internodien des Stengels," ist nicht richtig.

Es bleibt nun noch zu entscheiden, welche Wirkung die Orientierungsbewegung der Blüten auf die Drehung ausübt, denn diese beiden Vorgänge sind stets gleichzeitig, und die Drehungsrichtung stimmt mit der Wendungsrichtung der Blüten überein. Der Richtungsreiz wird hier ausschließlich auf den Schwerreiz beschränkt, welcher das ursprünglich invers gestellte Labellum veranlaßt, sich nach unten zu richten. Um den Einfluß der Blütenbewegung auf die Torsion näher zu ermitteln, stellte ich die Ähre in verschiedene Neigungslagen und konnte auf diese Weise bestätigen, daß das Verhalten der Blüten, je nach den Neigungslagen der Achse, sehr verschieden ist, und daß auch die Auflösung der Spirale dementsprechend modifiziert wird. Gleichzeitig ließ sich bestätigen, daß die Blütenbewegung nur ein modifizierender Faktor ist, und daß der wahre Anlaß der Drehung dadurch nie induziert wird.

Vorläufig war somit noch nicht entschieden, welche Faktoren dabei im Spiele seien. Betrachtet man nun aber z. B. eine etwa halb aufgelöste Ähre, so kann man deutlich sehen, daß sich die Wendungsrichtung der Blüten, mit welcher die nachherige Drehungsrichtung der Achse zusammenfällt, schon frühzeitig als eine tangentialschiefe Neigung beobachten läßt. Es sind nämlich die Knospen bei der rechtsläufigen Ähre nach rechts und bei der linksläufigen nach links geneigt[1]. Bisweilen finden sich bei *Spiranthes* auch Ähren mit anderen Stellungsverhältnissen als die normalen. Die Wendungsrichtung der Knospen ist dabei entweder homodrom oder antidrom mit der Grundspirale, oder sie kann auch unbestimmt sein. Selbst bei Ähren mit normaler Stellung begegnet man nicht selten Exemplaren, die sich mit der Grundspirale homodrom drehen. Die kleine Divergenz wird

1) Die Richtung der Spirale, rechts und links, wird hier im üblichen botanischen Sinne gebraucht, d. h. rechtsläufig, wenn sich die Grundspirale in aufsteigender Reihenfolge von Nord nach Ost, usw. windet, und umgekehrt. Für die Drehungsrichtung der Achse gilt dasselbe. Die Wendungsrichtung der Blüte wird hingegen von der Blüte aus bestimmt; sie ist also rechtswendig, wenn sich die Blüte in ihrer echten dorsiventralen Lage von der ursprünglichen Medianebene die Achse entlang nach rechts wendet. Die Drehungsrichtung und die Wendungsrichtung sind hier also im umgekehrten Sinne bezeichnet worden. Bei der Ähre mit der rechtsläufigen Spirale sind z. B. die Blüten in der Vorderansicht von ihren Insertionsstellen nach rechts geneigt, die Spirale steigt aber nach links auf (siehe z. B. Fig. 7 a, d u. e, Taf. III).

dabei vergrößert, und die Blüten sind dann in einer annähernd gerade aufsteigenden zweireihigen Spirale angeordnet ersichtlich. (Siehe z. B. Fig. 27a, Taf. IV; Fig. 30b u. 31c, Taf. V). Jedenfalls neigen sich die Knospen mehr oder minder früh in die nämliche Richtung, in welcher sich die Ähre dreht. Alle diese Verhältnisse deuten darauf hin, daß die Grundspirale der Blüten nicht im notwendigen Zusammenhang mit der Drehungs- und Wendungsrichtung steht, sondern daß es die sekundären Spiralen und deren stereometrischen Kontaktverhältnisse sind, welche dabei wesentlich die Richtung bedingen. Und die nähere Untersuchung hat mich davon überzeugt, daß der gegenseitige Druck der Knospen, sofern sich die Ähre in normaler aufrechter Lage befindet, die Torsion stark beeinflußt.

Meine Untersuchung erstreckt sich sodann auf die Frage der mechanischen Verschiebungen seitlicher Organe, welche zuerst von Schwendener besprochen und dann von verschiedenen Forschern mehrfach diskutiert worden sind. Erwähnt sei aber schon im Voraus, daß die obwaltenden mechanischen Faktoren hier von ziemlich verschiedener Natur sind, und daß die Drehung selbst auch anders verläuft als bei den eben erwähnten. Im Zusammenhang mit der Verschiebungsfrage werden auch die verschiedenen Stellungsverhältnisse der seitlichen Organe, deren Auftreten und Übergänge, die Verwachsungen, die Entstehungsweise der rechts- und linksläufigen Spiralen, welche in der wahren Anlage der Achselknospe ihren Ursprung haben, ihre relative Häufigkeiten, usw., behandelt.

Die Drehung der Achse wird aber damit noch nicht ganz erklärt, denn die Ähre dreht sich, selbst wenn man schon ihre Blütenknospen, welche die Kontaktkörper bilden, vorher abschneidet, mehr oder minder in der antidromen Richtung mit der Grundspirale. Die Achse ist ja von vorn herein antidrom drehbar. Wir kamen dann wieder zu den anatomischen und den Wachstumsverhältnissen der Achse, und es wurde bewiesen, wie die Torsion und deren Richtung, im Zusammenhang mit den Druckverhältnissen der Knospen, durch das Arrangement und Massenverhältnis des dynamischen Gewebes beeinflußt wird.

Die Drehung der *Spiranthes*-Ähre ist demnach eine besondere Art der Wachstumstorsion, die aber nicht in reinem Zustand, sondern stets mit der Drucktorsion (im Gegensatz zur Resistenztorsion) kombiniert zum Vorschein kommt. Später kommen wir auf diesen Punkt wieder zurück.

Es sei hier noch erwähnt, daß *Spiranthes australis* Lindl. in morphotischer Hinsicht sehr variabel ist und für sich eine Sammelart darstellt. Die Form der Ährenachse (gerade oder gewunden), die relative Dichtigkeit der Knospen in der Ähre oder Spirale, die Form und Größe der Blüten und Deckblätter, das schnelle oder langsame Aufblühen sukzessiver Blüten in einer und derselben Ähre, die Blütenfärbung, die Behaarung, die Gesamtgröße der Pflanze, die Form der Blätter, usw., kommen in verschiedenen Kombinationen vor. Das Alter und die Standortverhältnisse sind hierbei auch von bedeutendem Einfluß. Blume unterschied allerdings unter ihr sechs Varietäten[1]; sie sind aber noch in manchen anderen Formen vorhanden. Wie viele Genotypen vorhanden sind, und wie sie sich phenotypisch verhalten würden, habe ich nicht zu entscheiden gesucht.

Es mag hier noch die Aufmerksamkeit darauf gelenkt werden, daß *Spiranthes australis* über Asien und Australien weit verbreitet ist. Es gibt allerdings in der östlichen Hemisphäre nur 11 Arten von *Spiranthes*, während in Amerika etwa 180 Arten vorhanden sind.[2] Dennoch ist *Spiranthes australis* die geographisch am weitesten verbreitete Art unter der Gattung !

1) *Spiranthes* (*Gyrostachys*) *australis* Blume, Flora Javae t. 4, S. 128.

α Var. *amoena*: spici pubescente mediocri.

β Var. *Wightiana*: spici pubescente densiusera mediocri.

γ Var. *flexuosa*: spici pubescente flexuosa vulgo elongatâ.

δ Var. *parviflora*: spicâ pubescente passim longissima, floribus minoribus.

ε Var. *crispata*: spicâ parce pubescente mediocri laxiflora.

ζ Var. *sinensis*: perigonii phyllis ovariis et spicarum rhachi glabris.

2) Nach Index Kewinsis gibt es in Amerika 122 Arten von *Eu-spiranthes* (Flores parvuli secus lineam spiralem v. rarius rectam secundi -Bentham et Hooker: Genera plantarum IV, Pars 1, 1883, S. 596), 49 von *Stenorhynchus*, 9 von *Sarcoglossum* und 3 von *Sauroglossum*, die wohl bei näherer Untersuchung stark reduziert werden konnten.

Die vorliegende Untersuchung wurde im botanischen Institut der Kaiserlichen Universität zu Tokio auf Anregung und mit Unterstützung des Herrn Professors Dr. M. Miyoshi ausgeführt. Möge es mir gestattet sein, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Miyoshi an dieser Stelle meinen innigsten Dank auszusprechen.

II. Morphologisches und jährlicher Vegetationsverlauf.

Beobachtet man *Spiranthes australis* zur Blütezeit, so ist die Pflanze mit einigen frischen Rosettenblättern und einem Blütenstengel mit zierlicher Spirale versehen (Fig. 2, Taf. III). Verfolgt man nun die Rosette nach unten, so erkennt man, daß die basalen Teile der Blätter, etwa 2 cm unter der Erde, um einen äußerst kurzen, verdickten Achsenteil angesetzt sind. Unmittelbar darunter zeigen sich auch eine Anzahl von Wurzelknollen und ein Überrest der vorjährigen Grundachse. Die sämtlichen Teile der Pflanze sind also durch diese gestauchte Grundachse miteinander verbunden (Fig. 1, Taf. III).

Die vorjährige Grundachse, aus welcher die Pflanze hervorsprießt, befindet sich seitlich schief unterhalb der neuen Achse. Sie ist zur Zeit nur ein kleiner Klumpen mit verkorkter, bräunlicher Oberfläche. Auf ihrer Oberseite befinden sich die Narben des vorjährigen Blütenstengels und der Scheidenblätter. Zwischen diesen Blattnarben kann man häufig ein oder zwei kleine, weißliche Knospen, die Schwesterknospen des geblüten Sprosses, erkennen. Seitwärts sitzen auch eine Anzahl von Wurzeln wie bei der neuen Achse, und schließlich zeigt sich auf ihrer unteren Seite die Verbindungsstelle der Achse des vorletzten Jahres.

Die Knollen sind somit von zweierlei Alter—es sind nämlich die der blühenden Achse ansitzenden und die der vorjährigen Achse angehörigen Knollen (Fig. 1 v, Taf. III). Die letzteren sind zur Zeit meist schon stark verschrumpft oder sind nur noch als mehr oder weniger graue, sackartige Häute mit noch deutlich erkennbaren, öfters spiralförmig zerrissenen Häärchen sichtbar (vgl. auch

Meinecke '94, S. 190). Die jüngeren diesjährigen Wurzeln sind noch reich an Nahrung und haben eben ihre volle Entwicklung erreicht. Sie sind schmal-spindelförmig[1] mit glatter weißlicher Oberfläche und zahlreichen Häärchen. Hier und da befinden sich auch gelbliche Flecke, das äußerliche Zeichen der Mikorrhizenklumpfen (vgl. Groom '95, S. 204). Die Zahl und die Größe der Wurzeln sind im Vergleich mit *Sp. autumnalis* und dgl. je nach der Stärke der Exemplare äußerst schwankend (Irmisch '50, S. 123). Es sind gewöhnlich 3 bis 5 Wurzelknollen vorhanden, sie schwanken aber von 1 bis 10. Die unteren, früher gebildeten Wurzelknollen sind in der Regel viel größer und nach unten gerichtet, während die später gebildeten immer kleiner und seitlich gerichtet sind.[2] Der längste Knollen jeder Pflanze beträgt in der Regel 5–8 cm, kann aber bisweilen 11 cm überschreiten. Die Dicke ist hingegen nicht so variabel, und schwankt meistens nur zwischen 5–7 mm. Mit der Fruchtreife werden die Knollen allmählich inhaltsleer und durchsichtig; sie zeigen bräunliche oder rötliche Mikorrhizenflecken (Fig. 1 W_2, Taf. I) und degenerieren endlich im nächsten Jahre wie das Überbleibsel der vorjährigen Pflanze (Fig. 1 W_1, Taf. I).

Die Rosettenblätter sind nicht gleich alt; einige früher entfaltete sind schon abgestorben, die meisten oberen (es sind deren circa 2–8) befinden sich aber noch im frischen Zustand. Sie gehen nach oben mit 1 bis 3 Zwischenformen in die Stengel- und Deckblätter über. Der Blütenstengel hat 3–8 gestreckte Internodien mit angedrückten Scheidenblättern. Seine Länge ist je nach dem Standorte (Beleuchtung, Feuchtigkeit, usw.) und der Stärke der Sprossen ziemlich variabel, und beträgt zusammen mit der Infloreszenz ungefähr 5–30 cm.[3]

1) Selten kurz und rundlich abgestumpft wie bei *Sp. autumnalis* (Fig. 3, Taf. I). Vgl. Irmisch '50, Fig. 1–10, Taf. X.

2) Es gibt somit keine scharfe Absonderung zwischen den Wurzeln und Knollen wie bei *Sp. aestivalis* (Irmisch '53, S. 34, Anm. 1). Sie sind vielmehr wurzelförmig. Unsere Pflanze ist in dieser Hinsicht mehr *Sp. cernua* ähnlich (siehe Bot. Mag. 87, t. 5227). Bisweilen, aber nur selten, kann man sogar verzweigte oder gegabelte Wurzeln finden, die mehr oder minder an die handförmige Wurzel der *Orchis*-Arten erinnern lassen (Fig. 4, Taf. I).

3) Was den Bau und die Bestäubungseinrichtungen anbetrifft, siehe man die ausführliche Beschreibung von Darwin ('62, S. 72 ff.) betreff *Spiranthes autumnalis*, von welcher sich unsere Pflanze nicht wesentlich unterscheidet.

Die Blüten bilden eine Ähre und sind je mit einem lanzettlichen, scharf zugespitzten Deckblatt gestützt.[1] Ihre Zahl beträgt meistens 30–50, sie kann aber zwischen 10–80 schwanken. Sie blühen in aufsteigender Reihenfolge; am Anfang der Blütezeit befindet sich also der obere Teil der Infloreszenz noch in gedrängtem Knospenzustand. Bei besonders langen Ähren dauert die Blütezeit mehr als drei Wochen, so daß die unteren Fruchtknoten schon der Reife nahe sind (Fig. 17, Taf. IV). Die Blüten befinden sich, falls unbestäubt geblieben, ein bis zwei Wochen im frischen Zustand, einmal bestäubt, erscheint aber schon am folgenden Tage das Zeichen der Verwelkung.[2]

Während der Blütezeit gehen die Rosettenblätter allmählich zu Grunde, und nach dem Ende der Fruchtzeit können wir nur noch die obersten 1–3 Blätter sehen (Fig 4, Taf. III), die aber dann mitsamt dem Fruchtstand auch allmählich austrocknen. Die Pflanze geht nunmehr zum sogen. Sommerschlaf über, wobei das neue Leben unter dem Boden schon wieder beginnt.

Gräbt man nun eine ausgetrocknete Pflanze aus, so sieht man um die Grundachse herum einige scharf zugespitzte, kegelförmige Knospen, die Achselprodukte der Rosettenblätter, von welchen sie bis zur Fruchtzeit ganz bedeckt sind (K_{1-3} in Fig. 1. Taf. I, und Fig. 4, Taf. III). Die Anzahl der Knospen beträgt meistens 2 bis 3; bei weiterer Entwicklung wird sie aber meist auf eine oberste beschränkt und die übrigen gehen nach einjähriger Verharrung samt der Grundachse zu Grunde (Fig. 1 K_3, Fig. 2 K_2 und Fig. 4 K_2 K_3, Taf. I).

Das Wachstum der neuen Knospen ist anfangs sehr langsam, daß man es mit Recht als Sommerschlaf bezeichnen kann. Die eintretende Winterkälte verhindert sodann meistens die oberirdische Streckung, während jedoch die innere Ausbildung der Blätter und Wurzeln weiter fortschreitet. Eine lebhafte Entfaltung und Streckung wird mithin erst im nächsten Frühling ermöglicht,

1) Die Färbung der röhrenförmigen Krone variert hier vom reinen Weiß bis zum tiefen Rot bei gleichmäßiger oder gesäumter Verteilung mit allerlei verschiedenen Abstufungen. Die Lippe ist aber immer weiß.

2) Was die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung betrifft, vgl. man Fitting, '09 und '10.

und von wo ab können wir wieder die frischen Rosetten auf dem Felde finden (Fig. 2, Taf. I).

Die junge Knospe ist von einem Scheidenblatt, dem sogen. adossierten Vorblatt umhüllt. Es bleibt aber meist unter der Erde und geht schon vor dem Austritt der inneren Blätter zu Grunde. Nach der Entfaltung der folgenden 2–4 Blätter tritt auch die erste Wurzel durch die Blattscheide hindurch seitlich heraus, und Hand in Hand mit der Blattentwicklung geht auch die Wurzelbildung bis gegen Mai weiter fort.

Die Austrittsstelle der Wurzel ist ganz unbestimmt. Ist die Grundachse senkrecht gerichtet, so entwickeln sich die Knollen gleichmäßig nach allen Seiten; ist die Grundachse aber aus der vorjährigen Mutterachse seitlich schief hervorgesprossen, so geht die Wurzelbildung hauptsächlich in der konvexen Flanke vor sich, wie es bei den Rhizomen und bei den gekrümmten Hauptwurzeln (vgl. Noll '00, S, 396) gewöhnlich der Fall ist. In anatomischer Hinsicht lehnt die Knospe sich unmittelbar an ein großes Gefäßbündel (Hauptspurstränge des Rosettenblattes) an, bisweilen weicht sie aber von ihm stark ab und steht dann nur mit kleinen Bündeln in Verbindung.

Die früher ausgebildeten Wurzeln richten sich nach dem Austritt meist scharf nach unten und wachsen in derselben Richtung lebhaft fort, während die später gebildeten ihre ursprüngliche seitliche Richtung nicht sehr verändern und sich nur langsam strecken. Inmitten des Wachstums, besonders gegen Mai, wo die Nahrungszufuhr am lebhaftesten ist, werden die Wurzeln gewöhnlich von Wurzelpilzen angegriffen, und nach ungefähr einem Monat werden hier und da zahlreiche gelbliche Flecke sichtbar.

Mit der Entwicklung der Blätter und Wurzeln nimmt auch die Grundachse immer mehr an Dicke zu, während sie in der Länge gestaucht bleibt.[1] Die vorjährige Achse wird dadurch allmählich schief nach unten verschoben, und überläßt endlich ihren Platz

1) Läßt man aber die Knospe tief unter der Erde treiben, so streckt sich die Achse durch das intercalare Wachstum gestauchter Internodien so lang, bis endlich 2 cm unter der Erdoberfläche wieder eine neue Grundachse wächst (Fig. 5, Taf. I). Irmisch war der Meinung, daß die Wurzel ebenso wie die Knospe ein Achselprodukt sei ('59, S. 126). Die ungestauchte Grundachse beweist aber klar, daß die Austrittsstelle der Wurzel ganz unbestimmt ist

der neuen Achse. Nach Ausgestaltung der oberen Rosettenblätter folgt sofort die Bildung der Achselknospen, unter denen die oberste sich am schnellsten entwickelt. Darauf richtet sich der Vegetationsscheitel schneller auf, und gegen Anfang Mai, nach Anlegung einiger Stengelblätter, beginnt die Blütenbildung.

Gegen Anfang Juni tritt nun die junge, gedrängte Ähre infolge Streckung der unteren Internodien mitsamt den Stengelblättern aus dem Boden hervor, und nach weiteren zwei Wochen sieht man die Blütenspirale.

Entwicklungs- und Bildungsabweichungen.

Die Pflanze besitzt stets überflüssige Reservestoffe und einige Ersatzknospen. Wenn also die Pflanze infolge äußerer Eingriffe, wie Wegschneiden der Infloreszenz oder der Rosette, Abtrennen einzelner Knollen mit den Knospen, usw., eine Ernährungsstörung erfährt, so erweckt sie ihre Ersatzknospen zu neuem Wachstum—seien es die vorjährigen oder diesjährigen—und je nach dem Falle sind eine schnellere Entwicklung, überzählige Ausbildung, oder die Teilung neuer Individuen die Folge.

Wird die Knospenachse nach Ausbildung des Blütenstandes beschädigt, so blüht sie im betreffenden Jahre nicht mehr auf. Es werden aber meistens sofort zwei Achselknospen erweckt. Diese entfalten dann schon im Spätsommer ihre frischen Rosetten über dem Boden und überwintern, wie es bei *Sp. autumnalis* (Irmisch 50, S. 123) gewöhnlich der Fall ist. Im folgenden Jahre sieht man daher meistens ein Paar Ähren dicht nebeneinander stehend in Blüte (Fig. 1. Taf. III). Wir möchten solch' paarige Ähren Schwesterähren nennen. In einigen seltenen Fällen wird auch die Achselknospe des diesjährigen Sprosses, die in der Regel erst im folgenden Jahre blüht, zur gleichzeitigen Blütenbildung veranlaßt. Man sieht dann zur Blütezeit zwei Ähren an einer Rosette (Fig. 20, Taf. I). Wenn die Hauptknospe nach dem Sommerschlaf beschädigt wird, so ersetzt die nächste Knospe einfach die erste, und keine weitere Störung ist erkennbar.

Es kommt auch, allerdings selten, der Fall vor, daß mit der

diesjährigen Hauptknospe die vorjährige Nebenknospe zu neuer Entwicklung kommt; hier dient also die vorjährige Grundachse als Brücke der Nahrungszufuhr für die ältere Knospe. Sie blüht aber dann als eine kleine, selbständige Pflanze dicht neben der Hauptpflanze.

Wird ferner eine Knospe mit einer Knolle abgetrennt und gepflanzt, so wächst sie weiter, kommt aber meistens erst im folgenden Jahre zur Blüte.

Außer durch Entwicklung der Ersatzknospen kann unsere Pflanze wie bei *Sp. autumnalis* (Irmisch '53, S. 34) auch durch Adventivknospenbildung regenerieren. Solange ein Teil der Grundachse mit einem Knollenstückchen übriggeblieben ist, bildet dieses Achsenfragment meist eine Adventivknospe, welche wachstumsfähig bleibt.

III. Blattstellung.

Wie schon erwähnt, zeichnet sich die *Spiranthes*-Ähre zur Blütezeit durch eine Blütenspirale, die rechts oder links, steil oder gewunden aufsteigt, aus. Weil nun die Achsendrehung mit der Blütenstellung im engeren Zusammenhang steht, so ist es durchaus nötig, zu ermitteln, in welchen Verhältnissen die Seitenorgane ursprünglich angelegt waren. Jeder Sproß hat aber seinen Ursprung in der Achselknospe des Rosettenblattes der vorjährigen Pflanze[1]. Wir wollen also ihre Entwicklung zunächst von der Knospenanlage aus verfolgen.

§ 1. Entstehung der Achselknospen.

Wenn die Knospe, die im Frühsommer des Jahres blühen soll, vom vorhergehenden Herbst ab sich allmählich an der Seite

1) Was die Entstehung der Spirale in den Keimlingen anbetrifft, so bin ich noch nicht imstande gewesen, dieselbe entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen. Das Keimungsverhalten dieser Gattung ist ja bisher noch nicht untersucht worden. Man vergleiche hierüber Bernard '04, S. 412; Burgeff '09, S. 127. Ein junger Keimling von *Sp. autumnalis* ist von Irmisch skizziert worden ('53, Fig. 53, Taf. I). Nach seiner Figur scheint die Spiralstellung schon durch das zweite Keimblättchen bestimmt zu werden. Welcher mechanische Faktor dabei obwaltet, ist aber damit noch nicht entschieden.

der Mutterachse entwickelt, und wenn ihre Rosettenblätter schon eine bestimmte Größe erreicht haben (Oktober bis Mai) (Fig. 2, Taf. I), beginnt die Knospenbildung in den Achseln der oberen Rosettenblätter. Die Bildungsfolge der ursprünglichen Anlagen ist vielleicht akropetal; denn wir sehen häufig das Stadium, wo die zweite Knospe am größten ist, die erste aber sich noch nicht ansehnlich erhoben hat, wie die dritte, die aber in der Regel stets kleiner bleibt. Da aber die Entwicklung der Knospen, je höher diese stehen, um so mehr gefördert wird, so läßt sich die oberste Knospe später stets als die größte bezeichnen (vgl. auch Irmisch '50, S. 125; Pfitzer '82, S. 141). Die Zahl der Knospen ist in der Regel 2–3. Bisweilen kommt auch eine Beiknospe in serialer, akrofugaler Ordnung vor, die aber stets minder kräftig ist, und die sich höchstens als fadenförmiger, nicht blühender Spross entwickelt.

Die Knospenanlage erhebt sich anfangs als eine plasmareiche Erhebung auf der Stammfläche, die schon von dem unmittelbar darüber befindlichen Blatt berindet worden ist, dicht neben der Achsel des Stützblattes (Fig. 10, Taf. I). Ihre Ansatzstelle entspricht aber von Anfang an nicht genau der Blattmediane, sondern weicht in den meisten Fällen mehr oder minder von der letzteren ab.

Die schiefe Insertion des Blattes, die bei anderen Pflanzen häufig mit der Neigung und Abweichung des mittleren Gefäßbündels in gewisser Beziehung steht (vgl. Weisse '89, S. 123, 133; '91, S. 61), ist hier aber nicht zu bemerken. Beim jüngeren Zustand des Rosettenblattes gibt es natürlich eine schiefe Neigung der Insertionsstelle, die beim vorliegenden Kontakt 1 und 2 im umgekehrten Sinne mit der Grundspirale läuft[1] (Blatt Nr. 8 in Fig. 17, Taf. I; vgl. auch die der Infloreszenz, S. 29). Sie vermindert sich aber allmählich und wird schon vor der Bildung der Achselknospe unmerklich, vielleicht, weil die Grundachse besonders an Dicke zunimmt, aber doch gestaucht bleibt. Die Neigung der Blattbasen wird zwar auch von der Verdickung der unmittelbar darunter befindlichen Wurzelknollen sekundär

1) Verfolgt man die Querschnittserien der Pflanze von oben nach unten, so bleibt die herablaufende Hälfte der Insertionsstelle mit der Stammfläche länger unvereinigt.

herbeigeführt, wobei sich die Insertionsstelle wellenförmig verändert; sie steht aber in keinem Zusammenhang mit der Medianabweichung der Knospen.

Zur Zeit der Knospenbildung entstehen auch die oberen Stengelblätter um die Achse herum, und diese Blattgebilde nehmen mit der Achse sehr an Dicke zu, bis die Blütenstengelbasis ihren bestimmten Durchmesser erreicht (vgl. Fig. 19 u. 20, Taf. I). Infolge der Verdickung dieses zentralen Teils werden die peripherischen Blattscheiden allmählich nach außen in die Erde hineingedrückt, dehnen sich immer mehr aus, und schrumpfen schließlich (siehe Blatt Nr. 10 u. 11 in Fig. 20, Taf. I), mit Ausnahme von den Gefäßbündeln, die selbst nach dem Vertrocknen noch länger ihre Gestalt beibehalten als das umgebende Mesophyllgewebe (Fig. 16, Taf. I), zusammen.

Weil die Knospen eben zu dieser Zeitfrist in der Blattachsel entstehen und sich in die beiderseits anliegenden Scheiden einkeilend fortwachsen, so erleiden sie stets einen radialen Druck und nehmen trotz des annehmbaren gleichmäßigen Wachstumsbestrebens stets eine elliptische Querschnittform an, deren großen Duchmesser senkrecht zur Blattmediane steht.[1] Es ist hier daher wohl keinem Zweifel unterworfen, daß die Knospen infolge der obwaltenden Wachstumsverhältnisse einen radialen Druck erleiden.

Inzwischen wird das erste Blatt auf der axoskopen Seite der Kegelfläche angelegt (Fig. 11, Taf. I). Daß dieses Primordialblatt[2] stets auf der dem Stamm zugekehrten Seite entsteht, während die Beiknospe, falls sie zur Ausbildung gelangt, stets an der äußeren Seite angelegt wird, ist aber nicht einfach mit den Druck- und Raumverhältnissen zu erklären. Die Annahme Schwendener's (178, S. 103), daß bei den meisten Scheidenblätter besitzenden Monokotyledonen eine Verminderung des Druckes in transversaler Richtung zweifelhaft wird, oder daß das

1) Daß die Achselknospe nach dem Austrocknen der umgebenden Scheide bald eine rundliche Querschnittsform annimmt, ganz wie die vorliegende Mutterachse, weist deutlich darauf hin, daß die elliptische Form des Kegels nicht die eigene Gestalt, sondern hauptsächlich von der Druckwirkung passiv herbeigeführt worden ist.

2) Das sogen. adessierte Vorblatt ist, wie bekannt, vielen Monokotyledonen und einigen Dikotyledonen eigen.

Druckminimum in die Medianebene falle, ist hier nicht haltbar. Es befindet sich schon vor der Anlegung des Primordialblattes ein tangential erweiterter linsenförmiger Raum zwischen den beiden anliegenden Blättern (Fig. 19 Ax_2, Taf. I). Das Druckminimum muß also tangential gerichtet sein, wie es auch bei dem obwaltenden Dickenwachstum der Stammachse wohl begreiflich ist. Es steht ferner nicht im Einklang mit der wohl bekannten Tatsache, daß die Neubildungen an den Enden der langen Achse des elliptischen Vegetationskegels auftreten (vgl. Schumann, '92, S. VII; Weisse, '94 S. 275, 281 u. 285; '03, S. 365), wo der größere Raum vorhanden ist (Iterson, '07, S. 284). Das Vorblatt entsteht hier stets in der stark gedrückten, nur einen kleineren Raum besitzenden[1] inneren Fläche des Knospenkegels. Es ist also wohl sicher anzunehmen, daß bei der Anlegung des adossierten Vorblattes das innere Gestaltungsbestreben die obwaltenden Druck- und Raumverhältnisse überwindet. Daß die Beiknospe stets nach außen angelegt wird, ist wohl auch als ein innerer Vorgang zu bezeichnen. (Weiteres vgl. VII § 9.)

§ 2. Bestimmung der Spiralrichtung.

Etwa einen Monat nach der Ausbildung des adossierten Vorblattes, welches zur Zeit schon dicht über der Scheitelkuppe nach der äußeren Seite helmförmig eingekrümmt ist (Fig. 6 u. 19 Ax_1, Taf. I), wird das zweite Blatt angelegt. Dies entwickelt sich natürlich im Anschluß an das erste, ihm annähernd gegenüber, weicht aber in der Regel mehr oder minder von der Mediane ab, und die weitere Spiralrichtung der Blätter wird meist durch dieses Blatt bestimmt, wie Weisse schon gezeigt hat. „Fällt dieses z. B. nach rechts-vorn, so wird hierdurch eine rechtsläufige Spiralstellung eingeleitet; das dritte Blatt kommt alsdann nach links-hinten, das vierte ungefähr nach rechts zu stehen usw." ('89, S. 130). Schwendener und Weisse erklärten dieses

1) Denn die Mutterachse ist kegelförmig, die Knospenachse aber noch annähernd senkrecht gerichtet, so daß die tiefere Seite der Kegelbasis sich meist auf der inneren Fläche befindet (Fig. 6, 10 u. 11 Taf. I).

Verhalten mit Druck- und Raumverhältnissen, während es nach Iterson ausschließlich durch das Raumverhältnis erklärt wird. Wir wollen hier daher die Umstände näher untersuchen.

Beim Wachstum der sich einkeilenden Knospe wird der Ringwall der Scheiden, trotz seiner obwaltenden Verdickung, stets entsprechend abgedrückt, und zwar ist die äußere Scheide meist als mehr eingebuchtet sichtbar. Gleichzeitig erleiden auch die beiden Ränder des adossierten Vorblattes bei seinem Breitenwachstum eine gegenseitige Druckwirkung, und hierbei ist der Umstand bemerkenswert, daß die Breitenzunahme der beiden Ränder mit der Medianabweichung des Tragblattes im bestimmten Zusammenhang steht.

Liegt der Mittelnerv in derselben Mediane mit der Knospe, so breiten sich die beiden Ränder gleichstark um den Scheitel herum aus; weicht aber die Knospe und der Bündel tangential voneinander ab, so nimmt der vom Bündel entfernte Rand des Vorblattes merklich an Breite und Dicke zu, und wölbt sich in das Mesophyllgewebe des Stützblattes (Fig. 12, Taf. I). Es ist also wohl sicher zu behaupten, daß die Druckwirkung des Tragblattes auf der Nervenseite größer ist, so daß die Wachstumsgeschwindigkeit der beiden Ränder des Vorblattes, trotzdem die ganze Kegelfläche zur Verfügung steht, hauptsächlich durch die Resistenzverschiedenheit des Blattgewebes bedingt wird. Die Asymmetrie des Vorblattes ist ja stets von der des Tragblattes abhängig.

Das zweite Blatt wird nun, nachdem sich das Vorblatt schon weit über den Halbumfang des Kegels ausgebreitet, in annähernd gegenübergestellter Lage ausgebildet, und da der große Raum dabei mehr oder minder nach der Nervenseite hin gerückt ist, so sollte nach der Anschlußtheorie das zweite Blatt notwendig nach der Nervenseite hin abweichen. In der Tat wird das aber nicht beobachtet; es rückt stets nach der von der Mediane aus entgegengesetzten Richtung hin. Die schiefe Neigung der Kegel- und Blattbasis, die bei der aufrechten Lage der Grundachse hauptsächlich durch die Verdickung der Wurzeln herbeigeführt wird, ist hierbei von keinem entscheidenden Einfluß (Fig. 7, Taf. I).

Diese Neigung wird zwar bei weiterer Verdickung der Wurzeln noch größer, und die Ungültigkeit zur Bestimmung der Spiralrichtung dadurch wird auch immer deutlicher (vgl. Tab. I, S. 20). Die Richtung der Spirale und die Neigung der Basis können ja in beliebiger Weise kombiniert sein, und die Breitenzunahme des Vorblattes und die Tiefe der Kegelbasis sind von keiner maßgebenden Bedeutung.

Die Anschlußregel Hofmeister's ('68, S. 486): „Verbreitert aber ein neu entstandenes Blatt den einen Seitenrand seines Grundes rascher als den anderen, bevor das nächst jüngere Blatt sich bildet, so entsteht dieses, weil in der Mitte der Lücke zwischen beiden Seitenrändern, der Mediane des ersten nicht genau gegenüber, sondern zur Seite gerückt," ist hier mithin bei der Achselknospe von *Spiranthes* nicht ausschlaggebend. Ebensowenig maßgebend ist auch die Behauptung Iterson's, wenn er meint, daß selbst bei der Anlegung der Vorblätter in der seitlichen Sprossung die Raum- und Kontaktverhältnisse gänzlich genügen, um das Auftreten bestimmter Stellungen aus der Hauptreihe zu erklären, oder daß die Druckverhältnisse von keinem Einfluß seien ('07, S. 284—289).[1]

Wir haben schon gesehen, daß die beiden Ränder des ersten Vorblattes infolge der Druckdifferenz der beiden Seiten des anliegenden Tragblattes sowie ihres plastischen Wachstums asymmetrisch wachsen. Ganz ähnlich verhält es sich auch bei dem zweiten Blatt. Weil die Kegelfläche dem eben obwaltenden Druck unterliegt, so wird das zweite Blatt beim Breitenwachstum in seiner Entwicklung auf die minder gedrückte Seite gedrängt und veranlaßt dadurch eine weitere Spiralrichtung.

Die Raum- und Anschlußverhältnisse im Knospenscheitel sind also nicht das ausschließliche Bestimmende der Spiralrichtung. Wir müßen stets noch den äußeren Druck in Betracht ziehen; denn die fremden Organe wirken als Hemmungskörper und die Neubildung wird dadurch mehr oder minder plastisch verändert. Es ist also auch wohl begreiflich, daß bei denjenigen

1) Weiteres vgl. auch VII § 9.

Blättern, die anfangs dicht an der Scheitelfläche entlang an Breite zunehmen, anders als bei den höckerförmigen Anlagen, wie Blütenknospen, Nadelblättern, usw., die Organgröße in mathematischem Sinne und die Lage des Mittelnervs, selbst bei gegebenem Unterbau, nicht von Anfang an bestimmt sind. Es ist allerdings nur eine grobe Zellmasse, die im Anschluß an die bereits vorhandene zum Vorschein kommt. Die weitere Entwicklung des Areals, durch welche die Unterlage für eine neue Anlage bestimmt wird, wird aber mit den Raumverhältnissen nicht völlig erklärt. Die Raumverhältnisse, die hauptsächlich durch die schiefe Insertion des Tragblattes herbeigeführt werden, können hierbei mit der Druckwirkung auf verschiedener Weise kombinieren. Sie sind aber, wenigstens bei den vorliegenden Fällen, von ganz untergeordneter Bedeutung im Vergleich zur Medianabweichung des Tragblattes. Die Untersuchungen Weisse's scheinen diese Umstände auch konstatiert zu haben. „So fand ich," sagt er ('89, S. 130), „an dem Rhizom von *Alisma Plantago* L. die Schuppenblätter in ziemlich beträchtlicher Weise schief inserirt und das zweite Blatt der Axillarknospe stets nach der abfallenden Seite der Insertionslinie gewendet. Im Ganzen dasselbe Verhalten zeigte auch *Juncus lamprocarpus* Ehrh., nur dass hier die schiefe Insertion des Tragblattes weniger deutlich hervortrat."

Die Druckverhältnisse werden aber nicht ausschließlich vom Abweichungsgrad des Tragblattes bestimmt. Dicke und Querschnittform der gesamten Rosettenscheide und der Mutterachse, die besonders nach der Verdickung der Wurzel ziemlich verändert werden, können auch eine bestimmte Wirkung ausüben, und je nach dem Falle wirken sie bei der Druckwirkung des Tragblattes mit oder entgegen.

Die Stellung, also auch die Divergenz des zweiten Blattes ist daher ziemlich schwankend. Sie beträgt meist von 200° bis 150°.[1]

1) 200° entspricht natürlich der großen Divergenz. Dieselbe Richtung wird aber vom dritten Blatt an als kurzer Weg der Grundspirale bezeichnet, und dies beweist schon, daß die tangentiale Abweichung des adessierten Vorblattes um 20° nicht imstande ist, die nachherige Spiralrichtung der Knospe zu bedingen, oder daß in der Regel erst das zweite Blatt die weitere Stellung der Blätter bestimmt.

Ich beobachtete aber bei einer Knospe eine stark verminderte Divergenz von 118° (Fig. 15, Taf. I). Sie scheint aber nicht von der Medianabweichung des Tragblattes, sondern hauptsächlich von der Druckverminderung verursacht worden zu sein, weil das Hervorspringen der Wurzel an der genannten Seite (Fig. 15 W) die unmittelbar darüber befindlichen Blätter so bewegte, daß die dazwischen befindlichen Scheidenwälle dadurch in radialer Richtung weiter von einander entfernt wurden (vgl. auch Fig. 19, Taf. I). Die Knospe selbst scheint dabei auch etwa um 15° gedreht worden zu sein. Der Mittelnerv des Tragblattes war zur Zeit deutlich nach rechts verschoben. Ob er aber von Anfang an wirklich so gerichtet gewesen war oder nicht, läßt sich wegen der eben erwähnten Drehung nicht entscheiden.

Ich beobachtete auch drei Ausnahmefälle, in denen die Druckwirkung des Tragblattes von anderen Wirkungen überwunden wurde oder die letztere auf andere Weise mitgewirkt hatte.

Bei einem Exemplar war der Mittelnerv des Tragblattes deutlich nach rechts abgewichen, trotzdem war das zweite Blatt dem adossierten Vorblatt gegenüber etwa median gestellt (Fig. 14, Taf. I). Es waren bei ihm nur zwei Lateralnerven deutlich ausgebildet, so daß man es als Spaltung eines Blattes betrachten konnte, nicht aber als Verwachsung, weil hier, wie bei den übrigen Fällen, die seitlichen Ränder des Vorblattes nicht tiefer inseriert waren als der vordere Rand. Die Druckwirkung von außen, die vielleicht durch die Erde hervorgerufen war, scheint demnach sehr stark gewesen zu sein. Die Umstände beweisen auch deutlich, daß die Querschnittsansicht der Knospe nach außen mehr abgeflacht war als nach innen. Das dritte Blatt richtete sich dann auf der hinteren Seite des Scheitels etwas nach links, während es sonst seitwärts nach hinten hätte gerichtet sein sollen. Die Richtung der Spirale wurde mithin erst beim vierten Blatt völlig bestimmt. Ob nun aber die vorliegende rechtsumläufige Lage des vierten Blattes von dem Außendruck veranlaßt worden ist oder nicht, läßt sich damit noch nicht entscheiden, weil seine Wirkungsweise mit der Steigerung der Phyllome immer undeutlicher wird. Wenigstens sieht man aber deutlich, daß die Lage und Form des

zweiten Blattes nicht allein von den Raumverhältnissen, sondern hauptsächlich vom äußeren Druck abhängt.

Als zweite Ausnahme beobachtete ich bei einer Knospe ein äußerst verschobenes Vorblatt, dessen Abweichungswinkel von der Mediane ca. 42° betrug (Fig. 13, Taf. I). Dies Verhältnis ist aber aus der Querschnittsform der Knospe wohl erklärlich. Umgekehrt wie beim letzen Fall ist die Knospe, wie die Figur es zeigt, nach der Innenseite sehr abgeflacht, so daß man wohl annehmen darf, daß der Druck der Mutterachse so stark war, daß die Hineinwölbung der Knospe nach der inneren Seite fast unmöglich wurde. Wir erinnern hierbei an die Achselknospe von *Tradescantia* und dgl., bei denen die unmittelbare Berührung derselben mit der Mutterachse etwa eine halbmondförmige Knospe resultieren läßt (siehe Gravis, '98, Fig. 287 u. 288, Taf. XXIV), und bei denen „die Asymmetrie des Vorblattes.....bisweilen so stark" ist, „dass man dasselbe fast für lateral ansehen könnte" (Weisse, '89, S. 131). Es ist auch hier bei *Spiranthes* nicht unwahrscheinlich anzunehmen, daß das Vorblatt, infolge starker Druckwirkung von der Mutterachse, nicht adossieren konnte, sondern aus der Mediane ziemlich verschoben wurde. Warum ist nun aber dasselbe nach links (von Vorn gesehen) verschoben worden? Die Knospenbasis ist hier, wie ich mich durch sukzessive Querschnittserien überzeugen konnte, ganz horizontal und flach, so daß für die Veranlassung der Abweichungsrichtung die Raumverhältnisse allein nicht ausschlaggebend sind. Nach Weisse wird aber bei *Tradescantia virginica* die Verschiebungsrichtung des Vorblattes von der des Tragblattes veranlaßt. „Das Vorblatt zeigte dann stets an derjenigen Seite die schwächere Ausbildung, nach welcher das mittlere Gefäßbündel des Tragblattes aus der Mediane gerückt war" (Weisse l. c. S. 131). Es scheint mir also nicht unwahrscheinlich anzunehmen, daß die Medianabweichung des Vorblattes hier auch von den Druckverhältnissen herbeigeführt worden ist. Natürlich darf man hierbei das Anlaßmoment nicht ausschließlich der Medianabweichung des Tragblattes zuschreiben, weil die Knospe zur Entstehungszeit von den Scheidenkomplexen dicht umgeben ist, und weil die Druckwirkung des Tragblattes

nach der hinteren Seite der Knospe ganz von indirekter Natur sein müßte. Mit anderen Worten, es ist die Asymmetrie der gesamten Druckwirkung, was hier die Abweichungsrichtung des Vorblattes bestimmt hatte. Das zweite Blatt entwickelte sich dann im Auschluß an das erste in annähernd gegenübergestellter Lage, also an der nämlichen Seite wie das Tragblatt, und dadurch wurde die rechtsläufige Spirale deutlich festgestellt. Kurz, das Bestreben des Anschlusses überwindet hier das Druckmoment des Tragblattes.

Die dritte Ausnahme beobachtete ich in den Serialknospen, die sich je zwei und zwei in den beiden Achseln einer Grundachse entwickelt hatten. Bei den ersten Serialknospen war das Tragblatt nach rechts abgewichen, und die Windung der Spirale der ersten Knospe war rechtsläufig, die der zweiten aber linksläufig. Bie den zweiten Serialknospen waren die Medianebenen der beiden Knospen weit von einander entfernt, und das Tragblatt befand sich etwas nach links von der ersten Knospe, aber stark rechts von der zweiten. Dessenungeachtet war die erste links und die zweite rechtsläufig. In welcher Weise die Druckverhältnisse dabei mitgewirkt hatten, vermag ich nicht zu entscheiden.

Im Ganzen konnte ich durch Paraffinschnittserien unter 15 Knospen aus 6 Individuen folgende verschiedene Fälle beobachten.

TABELLE I[1]

Nummer der Individuen	Spiralrichtung der Mutterachse	Neigung der Knospenbasis	Abweichung des mittleren Gefässbündels des Tragblattes	Richtung der Spirale in der Knospe	Anmerkung
1	L	r′	r	L	
2	L	l	r	L	
3	R	l	l	R	
4	L	l	r	R	Ausnahme 1
5	L	m′ l	r r r	R L	Ausnahme 2
6	L	r l	r r l′ r	R L L R	Ausnahme 3

1) Die Neigung der Knospenbasis bedeutet hier, von vorn gesehen, die abfallende Seite. Die Abweichung des Mittelnervs wird ebenso von vorn gesehen betrachtet. Die mit ′ bezeichneten (r′ l′ m′) bedeuten die verminderten Grade derselben. Die Nummern 5 und 6 sind hier die Schwesterpflanzen.

Aus dieser Tabelle sieht man deutlich, daß zwischen den sukzessiven Sproßgenerationen keine bestimmte Beziehung der Laufrichtung der Hauptspirale besteht. Eine Mutterpflanze mit rechtsläufiger Spirale kann Knospen mit rechts oder linksläufiger Spirale tragen.

§ 3. Relative Häufigkeit der rechts- und linksläufigen Spiralen.

Es ist eine wohl bekannte Tatsache, daß die Richtung der Hauptspirale[1] sowohl bei Keimpflanzen als auch bei Seitensprossen bald rechts-, bald linksläufig ist, und daß keine bestimmte Regel vorhanden ist (L. und A. Bravais '37. S. 44; '37, S. 164; Martins und A. Bravais '37, S. 203, 207). Bisweilen gibt es aber auch Pflanzen, bei denen die eine der Laufrichtungen vor der anderen bevorzugt ist. Dies deutet darauf hin, daß die mechanischen Faktoren, die die Richtung rechts und links bedingen, nicht in wahrscheinlichen Kombinationen vorkommen. So ist z. B. die Infloreszenz von *Gastrodia elata* Bl. in den weitaus meisten Fällen linksläufig; ich erinnere mich jedoch ein Exemplar mit rechtsläufiger Spirale beobachtet zu haben. Es sollte sich etwa 30: 1 verhalten. Es gibt vielleicht noch zahlreiche andere solche Beispiele.[2] Selbst bei den gewöhnlichen Fällen ist also eine etwaige ungleiche Laufrichtung nicht undenkbar.[3]

1) Obwohl die Spirale, sei es der lange oder der kurze Weg, bloss etwas willkürlich in die Pflanze hineingedachtes, nicht aber etwas tatsächlich Vorhandenes ist (vgl. Martins und A. Bravais, '37 S. 207; Hofmeister '67, S. 33; '68, S. 481; Schwendener '78, S. 54; Goebel '80, S. 353).

2) Bei den Rotalgen beobachtete Rosenvinge auch eine ähnliche Ungleichläufigkeit. So ist sie z. B. bei den meisten *Polysiphonia*-Arten linksläufig ('02, S. 341) und bei *P. Brodiaei* verhielt sie sich einmal 160 : 5 ?, bei *Rhodomela subfusca* ist sie aber meist rechtsläufig (S. 358), usw.

3) „Bonnet hat gefunden, dass von 83 Stengeln der Cichorie 51 eine von rechts nach links gehende Spirale besassen, und dass bei 32 dieselbe Spirale von links nach rechts gerichtet war.... An derselben Pflanze findet man andererseits Zweige, welche die umgekehrten Spiralen zeigen, und immer ist die von rechts nach links gehende Spirale häufiger, als die von links nach rechts gehende" (Dutrochet '34, S. 217). Takeda ('08, S. 172) hat auch gefunden, daß sich bei der *Spiranthes*-Ähre die links- resp. rechtsläufigen Spiralen verhielten wie 189 : 155.

Da nun bei *Spiranthes* die Blütenspirale zur Blütezeit besonders ins Auge fällt, so ist sie für derartige Untersuchungen sehr geeignet. Die folgende Tabelle zeigt die Häufigkeit der links (L)- und rechts (R) läufigen Spiralen.[1]

TABELLE II[2]

	Datum	Ort	L	≷	R	Summe
1907	18VII	Acmori	28	>	19	47
	21 „	„	256	<	262	518
	22 „	„	66	>	55	121
	27 „	Hakkoda	702	>	701	1403
	4VIII	„	238	<	239	477
	10 „	Acmori	708	>	700	1408
	14 „	„	98	>	78	176
	17 „	„	26	<	34	60
	18 „	Hakkoda	7	<	19	26
	Summe		2129	>	2107	4236
1908	15VI	Tokio (Tabata)	41	=	41	82
	14VII	„ (Bot. Garten)	257	>	243	500
	15 „	„ „	1002	<	1092	2094
	Summe		1300	<	1376	2676
1909	23VII	Tokio (Someï)	44	>	34	78
	25 „	„ (Bot. Garten)	846	>	808	1654
	Summe		890	>	842	1732
1910	19VI	Ichinomiya	167	<	202	369
	7VII	Tokio (Bot. Garten)	538	<	585	1123
	20 „	„ (Totsuka)	277	<	286	563
	9VIII	Acmori	22	<	23	45
	10 „	„	1066	<	1102	2168
	12 „	Hakkoda	16	<	17	33
	27 „	„	37	>	36	73
	29 „	Iwaki	21	=	21	42
	30 „	„	8	=	8	16
	2 X	Acmori	221	<	223	444
	9u.10 „	Sachalien[3]	121	<	124	245
	Summe		2494	<	2627	5121
1911	27VII	Fuji	210	>	197	407
	31 „	Tokio (Bot. Garten)	839	>	828	1667
	Summe		1049	>	1025	2074
1911	Totalsumme		7862	<	7977	15839
1907	In ‰		496	<	504	1000

1) Natürlich sind hier die Spiralen von zweierlei Herkunft; die unmittelbar von Keimlingen herrührenden und die sekundär aus Achselknospen resultierenden. Wie sich ihre Häufigkeit verhält, läßt sich aber nicht entscheiden, und sie würde je nach dem Orte vielleicht ziemlich verschieden sein. Vorliegende Zahlenangabe stellt also die Spiralen beiderlei Herkunft zusammen dar.

2) Die abnormen Spiralen bleiben hier gänzlich unberücksichtigt.

Wie man sieht, ist eine bestimmte ungleiche Häufigkeit der beiden Richtungen, weder bei den Beobachtungsfällen, noch bei der gesamten Anzahl, deutlich erkennbar. Die Drifferenz fällt innerhalb 1%. Bei Einzelfällen können sie natürlich ziemlich von einander abweichen, aber je zahlreicher die Individuen in jedem einzelnen Fall sind, desto gleichmäßiger wird die relative Häufigkeit, und selbst bei einer geringen Anzahl von gesammelten Exemplaren können die beiden Spiralen zufällig ganz gleich sein. Es ist daher als sicher anzunehmen, daß bei *Spiranthes* keine bevorzugte Spiralrichtung vorhanden ist, oder daß die mechanischen Faktoren sie stets in wahrscheinlichen Kombinationen beeinflussen.

Sehr interessant ist in dieser Hinsicht auch die Spiralrichtung der Schwesterähren. Es gibt bei diesen natürlich dreierlei Richtungskombinationen—LL, LR und RR, und falls die Richtungsbestimmer in wahrscheinlichen Kombinationen einwirken, so sollte die relative Häufigkeit natürlich in den Maßen vorkommen, wie die Koeffizienten des Satzes $(L+R)^2$ es darstellen. In Wirklichkeit entsprechen sie auch annähernd den theoretischen Verhältnissen, wie die folgende Tabelle veranschaulicht.

TABELLE III.

Datum		Ort	LL	LR	RR
23 VII.	1909	Tokio (Somei)	2	1	2
25 „	„	„ (Bot. Garten)	22	54	18
19 VI.	1910	Ichinomiya	2	11	5
20 VII.	„	Tokio (Totsuka)	3	5	
10 VIII	„	Aomori	16	45	19
27 „	„	Hakkoda			1

(Fortsetzung folgt)

3) Diese Exemplare wurden von Herrn Dr. Y. Sudzuki während seiner palaeobotanischen Reise auf Sachalien gesammelt. Ich verdanke sie also der Freundlichkeit des Herrn Dr. Sudzuki, dem ich hierfür auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

(Fortsetzung)

Datum	Ort	LL	LR	RR
29 VIII, 1910	Iwaki	1		1
30 „ „	„		3	
2 IX „	Aomori	13	17	9
27 VII, 1911	Fuji		1	
31 „ „	Tokio (Bot. Garten)	15	25	14
Summe		74	162	72
In %		24.0	52.6	23.4

Zum Vergleich füge ich hier noch einige Beispiele von Häufigkeit der Spiralenrichtung hinzu, die ich bei einigen anderen Orchideen beobachtete.

TABELLE IV.

Datum	Ort	Art	L	R	Summe
6 VIII, 1907	Hakkoda	*Orchis aristata*, Fisch.	78	80	158
7 „ „	„	*Malaxis paludosa*, Sw.	18	26	44
27 VII, 1909	Nikko	*Platanthera conopsea*, Schlecht.	27	31	58
„	„	„ *hologlottis*, Max.	27	19	46
12 VIII, 1910	Hakkoda	„ *mandarinorum*, Rchb. f.	16	18	34
19 „ „	„	*ophyroides*, Fr. Schm.	19	20	39
„	„	*Orchis aristata*, Fisch.	16	15	31

§ 4. Weitere Anlegung der Blätter und Blütenknospen.

Vor der Blütezeit sieht man an der obersten Achselknospe, die noch dicht von den Blattscheiden umschlossen ist, meist 3 bis 6 Blätter. Nach der Fruchtzeit aber, wenn die Rosettenblätter schon verwelkt sind, besitzt sie meist 5 bis 9 Blätter. Für die Neubildung eines Primordiums scheint demnach etwa ein Monat erforderlich.

Von dem dritten Blatt an werden sie im Kontakt 1 und 2 sukzessiv angelegt (Fig. 13, Taf. I). Dieselben Kontaktverhältnisse sind aber nur beim jüngeren Zustand der Blätter sichtbar, weil die Blattbasen nach der Anlegung schnell an Breite zunehmen und schließlich die Achse umfassen. Die Divergenzgrößen sukzessiver Blätter sind aber nicht gleichmäßig, sondern je nach der Stelle des ellipsoidischen Scheitels verschieden. Sie sind größer an den vorderen und hinteren Seiten und kleiner an den seitlichen zugespitzten Seiten. Fig. 16, Taf. I stellt ein Beispiel dafür dar. Die Divergenzen sukzessiver 7 Blätter betragen hier:

Nummer der Blätter:	1	2	3	4	5	6	7
Divergenz:		183°	123°	161°	139°	126°	122°

Solcher Größenunterschied wird natürlich teils durch die elliptische Querschnittsform der Knospe selbst bedingt, teils aber deutlich dadurch, daß die Blätter auf den minder gedrückten Seiten sich leichter entwickeln können.

Nach der Befreiung aus der Scheide wächst nun die Knospe allerseits gleichmäßig, und ihre elliptische Querschnittsform wird damit allmählich rundlich. Der obere Teil des Blattes, der sich nachher als Spreite entfalten soll, nimmt besonders an Länge und Breite zu, und die beiden Ränder der Spreite rollen in einander über (Fig. 18, Taf. I). Die Überdeckungsweise steht dabei in keinem Zusammenhang mit der Spiralrichtung.

Die Divergenzgröße des schon rundlich gewordenen Sprosses ist jedoch nicht ganz gleichmäßig; die größeren und kleineren wechseln unregelmäßig ab, vielleicht deshalb, weil die Unterlagen als unmittelbare Fortsetzung einiger Vorblätter nicht sofort regelmäßig werden können (vgl. auch S. 26). Der durchschnittliche Wert der Divergenzen entspricht auch nicht dem des rechtwinkligen Kontaktes 1 und 2 (144°), sondern nähert sich, soweit ich bisher beobachten konnte, mehr oder minder dem Grenzwert der Hauptreihe 137° 30′ 28″. Folgende Zahlen liefern einige Beispiele hierfür.

A	150°	132°	133°	141°	122°	138°	148°	Durchschnitt	137°43′
B	134	150°	141°	140°	132°			„	139°24′
C	146°	148°	130°	160°	134°	132°	134	„	140°31

Nach der Anlegung der Rosettenblätter, wobei die Achselknospen des nächsten Jahres schon gebildet sind, hebt sich der Vegetationsscheitel allmählich empor, nimmt auch an Dicke zu (Fig. 20. Taf. I), und fängt nach der Ausbildung einiger Stengelblätter an, die Deckblätter und Blütenknospen anzulegen. Die Bildungstätigkeit wird dabei immer mehr beschleunigt. Nach der Anlegung einer bestimmten Anzahl von Blüten verringert sich aber, der Stärke des Individuums gemäß, diese Tätigkeit bald, und der Kegelscheitel wird allmählich inhaltsarm und verschrumpft schließlich. Einige schon gebildete Anlagen unterliegen demselben Schicksal, und es gibt daher keine gipfelständige Blüte (Fig. 24, Taf. II).

Der Kontakt 1 und 2 der Stengelblätter wird nach dem Übergang schließlich zu einem Kontakt 2 und 3 der Deckblätter. Die Übergangsform ist allerdings bei den schon ausgebildeten Blättern nicht ganz deutlich, weil sie nachher noch an Breite zunehmen und im Querschnitt stets einen Überschichtungskontakt (Schumann'99, S. 288) aufweisen, so daß der Folioidenkontakt (Iterson'07, S. 167 ff.) dadurch stark modifiziert wird. Die Veränderung der Divergenz, die den Kontaktwechsel stets begleitet, beweist dies deutlich. Man vergleiche hierüber die geometrischen Betrachtungen Iterson's (l. c. S. 263 u. Fig. 2, Taf. XIII). Die Divergenz der unteren Stengelblätter beträgt durchschnittlich ca. 140°, bei den oberen aber, wo der Übergang vor sich geht, beträgt die kleinere Divergenz, die sich zwischen dem ersten und zweiten Übergangsblatt messen läßt (Nr. 3 u. 4 in Fig. 2 Iterson's), nur gegen 120°, und die nächst große Divergenz gegen 155°. Sie werden dann allmählich wieder konstant.

Fig. 27, Taf, II stellt ein Beispiel hierfür dar. Hier stellt das Blatt 1 ein normales, 2 und 3 die Übergangsblätter und 5 das höchste Stengelblatt, dessen Basis nicht mehr den ganzen Stammumfang umschließt, dar. Die Divergenz zwischen 2 und 3 ist hier am kleinsten (115°), und die von 3 und 4 am größten (164°). Weiter nach oben wird aber die Stellung nicht sofort regelmäßig, und die einmal vom Übergang eingeleitete Unregelmäßigkeit dauert die 5^{r} Zeilen hindurch ziemlich lange fort, wie beim Anfang

eines neuen Seitensprosses. Folgende Zahlen stellen die in einem Paraffinschnitt wirklich gemessenen Divergenzen dar.

Blatt Nr.					
1		6		11	
	139°		146°		142°
2		7		12	
	115°		120°		129°
3		8		13	
	164°		154°		147°
4		9		14	
	136°		130°		140°
5		10		15	
	139°		145°		
6		11		Durchschnitt	139°

Die Anlage des Deckblattes ist, sofern sie sich als solche bemerken läßt, querelliptisch (Fig. 21, Taf. II). Sie verbreitet sich dann mit der Querfaltung zum Blattgebilde und mit der Breitenzunahme des Vegetationsscheitels noch weiter. Die Divergenz entspricht aber, trotz der elliptischen Gestalt, annähernd dem sogen. rechtwinkligen Kontakt 2 und 3 (138°28′). Die Blütenknospen, die nachher die Hauptgebilde der Infloreszenz darstellen, werden dann nur als Achselprodukte der Deckblätter, in der unmittelbar darüber befindlichen freien Stammoberfläche gebildet. Sie fungieren also bei der Bestimmung der Stellung niemals als Kontaktkörper.

Gleichzeitig mit der Querfaltung nimmt die Blattanlage an der Stammachse an Breite zu, ebenso wie bei den Rosetten- und Stengelblättern; es geht aber niemals so weit, daß ein sekundärer 1ter Kontakt zustande kommt oder die ganze Stammfläche berindet wird. Die Blattanlage tritt sofort über die Kegelfläche hinaus und bildet um die Blütenanlage herum erst ein halbbecherförmiges Primordium (Fig. 21, 22, 23 u. 26, Taf. II), dann durch weitere Längenzunahme die Blattspreite, die an Dicke nur unmerklich zunimmt. Die Blütenknospe wächst hingegen von Anfang an ganz voluminös. Das Längenwachstum der jüngeren Infloreszenzachse geht somit lediglich mit dem der Blütenknospen zusammen (Fig. 22 u. 23, Taf. II).

Der Vegetationskegel der Infloreszenz wird zu dieser Zeit öfters mit zweierlei deutlich unterscheidbaren Neigungen gesehen. An der Spitze, wo die Anlagebildung eben vor sich geht, ist der Scheitelwinkel ziemlich stumpf; er beträgt meist 40° bis 90°, während derselbe nach unten, wo die Organgestalt schon deutlich

ist, an den Insertionsstellen entlang meistens nur um 15° schwankt (vgl. Fig. 22 u. 23, Taf. II). Die untere Zone des stumpfen Kegels oder die sogenannte Bildungszone verkleinert hier mit der Anlegung der Organe allmählich ihre Neigung und wird zur weiteren Differenzierung eingeleitet, während die obere Zone nach und nach ihren Platz einnimmt.

§ 5. Stereometrische Kontaktverhältnisse und Neigungen der Blätter.

Die Deckblätter sind ursprünglich, wie schon erwähnt, im Kontakt 2 und 3 angelegt, und ihre relativen Stellungen und die Divergenzen in der Stammoberfläche bleiben ganz unverändert, mit Ausnahme der Berindungsverhältnisse, die nachher infolge der Breitenzunahme der Ansatzstellen sich mehr dem Kontakt 1, 2 und 3 nähern. Im freien Raum außerhalb der Stammfläche, nämlich in den Blattspreiten selbst, sind aber die Kontaktverhältnisse ziemlich verschieden, weil sie von Anfang an dicht von den Scheiden- und Stengelblättern umschlossen sind und bei der Streckung notwendigerweise gezwungen werden, sich nach oben zu richten, und weil sie ferner stets eine lanzettliche Form annehmen. In der Querschnittansicht entsprechen sie mithin nicht ganz der horizontalen Projektion derselben auf die Stammfläche, oder dem Folioidenkontakt (Iterson l. c. S. 167 ff.); außerdem treten noch verschiedene Kontaktfiguren von ganz sekundärer Natur auf.

Der ursprüngliche Kontakt 2 und 3, der sich schon an der Ansatzstelle mehr oder minder dem Kontakt 1, 2 und 3 genähert hat, wird nach einer mäßigen Steigerung der Schnitthöhe, besonders beim älteren Zustand, zum letzt erwähnten Kontakt, weil die Blattspreite erst nach dem Austritt aus der Stammfläche an Breite zunimmt (Nr. 15, 16 u. 17 in Fig. 28, Taf. II). Schon nach einer geringen Steigerung der Schnitthöhe erlischt aber dieser Kontakt; es entsteht wieder der ursprüngliche Kontakt 2 und 3 (Nr. 14, 16 u. 17), dann infolge der sekundären Berührung der 5er Blätter ein Kontakt 2, 3 und 5 (Nr. 6, 9 u. 11), hiernach ein Kontakt 3 und 5 (Nr. 5, 8 u. 10), aber bei echt verdickten Ähren

verändert sich der Kontakt schließlich zu den fünf 5^{er} Zeilen, welche schräg nach außen ausstrahlen, weil die Blattflächen nach oben sehr schmal zugespitzt sind.

Die Deckblätter sind ferner, wie es bei den Stengel- und Scheidenblättern der Fall ist, schief in die Achsenfläche inseriert. Die Neigungsrichtung ist hierbei stets mit derjenigen der Grundspirale gleichläufig, d. h. die abfallende Hälfte der Insertionslinien ist nach der kathodischen Seite gerichtet.[1] Diese Neigung ist bei den becherförmigen Primordien schon ersichtlich (Fig. 21 u. 26, Taf. II), und wird mit weiterer Entwicklung der Infloreszenz immer deutlicher (Fig. 27 u. 28, Taf. II), wahrscheinlich deshalb, weil beim Breitenwachstum der Blattbasen der anodische Rand, welcher mit dem Rand des zweituntersten in unmittelbarer Berührung steht, stets höher gelegt ist als der kathodische, welcher sich nach dem drittuntersten hin erweitert (Nr. 10, 8 u. 7 in Fig. 21. Taf. II).

Ganz ähnlich verhält es sich auch bei den Blütenknospen. In der früheren Entwicklungsphase der Infloreszenz, wobei das Dickenwachstum der Stammachse das Längenwachstum überwindet, sind die Knospen noch sehr klein, nur die Deckblätter fungieren als Kontaktkörper. Die Knospen werden aber allmählich voluminös. Die anfänglich querellipsoidisch gestalteten Kügelchen vergrößern sich nun in senkrechter, und dann besonders in radialer Richtung, d. h. nach der eigenen Längsachse der Blüte. Mit dieser radialen Erweiterung aus der Stammfläche nimmt aber die Breite nicht entsprechend zu, so daß zahlreiche Lücken dazwischen entstehen würden, falls sie nicht von außen gedrückt würden. Sie sind aber von vorn herein dicht von den Scheiden- und Deckblättern umschlossen, und Hand in Hand mit der eigenen morphologischen Ausgestaltung werden die Knospen allmählich radialschief nach oben gedrängt, um einen möglichst

1) Während beim Kontakt 1 und 2 der Rosetten- und Stengelblätter die Neigungsrichtung ganz entgegengesetzt ist (vgl. S. 12). Im Allgemeinen scheint die Insertionsstelle beim Kontakt 1 und 2, 3 und 5, usw., in denen die konjugierten Zeilen m und n der Gleichung $n^2 - mn - m^2 = +1$ entsprechen (Iterson l. c. S. 35), anders als beim Kontakt 2 und 3, 5 und 8, usw. (der $n^2 - mn - m^2 = -1$), meist in einer der Hauptspirale entgegengesetzten Richtung geneigt, weil die m^{er} und n^{er} Zeilen abwechselnd homo- resp. antidrom werden.

engen Raum auszufüllen (Fig. 23, 24 u. 27, Taf. II). Sie werden dadurch außerhalb der Stammfläche in unmittelbaren Kontakt mit der 5er oberen gebracht. Ein solcher Kontakt, wie es auch bei den Deckblättern schon der Fall war, ist mithin von ganz sekundärer Natur, und wir wollen solches mit Schumann ('99, S. 288) als Überschichtungskontakt bezeichnen. Nach dem körperlichen Wachstum kommt somit in der Ährenoberfläche ein dreizähliger Kontakt zustande (Fig. 28, Taf. II), und zwar fallen die fünf 5er Zeilen, besonders beim gedrängten Zustand der Ähre, am deutlichsten ins Auge (Fig. 12 a, Taf. IV).

Aus allem diesen ersehen wir, daß die Knospen nach dem körperlichen Wachstum außerhalb der Stammfläche, infolge des Außendrucks und des asymmetrischen Verhältnisses der Blattstellung, eine radial- und tangentialschiefe Neigung erhalten und in eine sekundäre Berührung mit den nächst höheren Parastichen kommen.

§ 6. Gestaltung der Infloreszenzachse.

Bei der Anlegungsphase sind die Seitenorgane noch sehr klein im Vergleich zu der Achse (Fig. 22, Taf. II). Mit der weiteren Entwicklung vergrößert sich aber die Knospenanlage sehr, während die Verdickung der Achse relativ langsam vor sich geht. Allerdings ist die Verdickungsweise der Achse an der ganzen Oberfläche nicht gleichmäßig, sondern sie steht immer mit der Knospenentwicklung im engeren Zusammenhang. Unmittelbar unterhalb der Insertionsstelle jeder Knospe wölbt sich die Rindenschicht als Polstergewebe stark nach außen heraus, während die unmittelbar darüber befindliche Rindenschicht, infolge des voluminösen Wachstums der Knospe etwas konkav hineingedrückt wird. Da aber die Knospen in spiraliger Anordnung stehen, so sind an der Achsenoberfläche selbst auch schraubenwendige Erhebungen sichtbar.

Bei der dickeren Achse sind diese Erhebungen hauptsächlich auf die Rindenschicht beschränkt, bei der schlanken Achse aber nimmt der Zentralzylinder an eben dieser Erhebung teil, so

daß die Achse im Medianlängsschnitt nicht gerade, sondern zickzackförmig geknickt aussehen (Fig. 24, Taf. II).

Wir erinnern herbei an den Hohlkern der Kugelsäule Iterson's (l. c. S. 91 u. Fig. 6, Taf. IV), als dessen Füllungsgewebe die Infloreszenzachse sich hier verdickt hat. Natürlich sind die Knospen hier nicht kugelförmig, sondern stellen ein radial- und tangentialschief geneigtes spindelförmiges Gebilde dar. Die Radien des Kerns und der Zylinderfläche entsprechen hier also nicht denjenigen des Kugelkontaktes. Die Polster selbst sind auch nicht nur nach außen, sondern tangentialschief nach der kathodischen Richtung geneigt, weil sie von der 2^er^ unteren seitlich gedrückt werden (Fig. 25, Taf. II).

Nach der Streckung der Achse wird diese spiralige Knickung zunächst verstärkt, dann wird sie aber mit der Streckung der Achse fast unmerklich, und die Achse bekommt endlich durch die Druckwirkung der Blüten eine andere schraubenförmige Windung (vgl. S. 90).

§ 7. Seltene Stellungen in der Infloreszenz.

Wie schon erwähnt, werden die Deckblätter, also auch die angehörigen Blütenknospen, gewöhnlich im Kontakt 2 und 3 angelegt. Es kommen aber auch einige andere Stellungen mit dem Kontakt 3 und 5, 3 und 4, 3 und 3 (alternierende dreizählige Scheinquirle), 2 und 2 (scheinbar dekussierte Stellung) vor, und schließlich gibt es unregelmäßige Stellungen mit oder ohne Dédoublement von verschiedenen Graden. Sie kommen in einer Ähre selten vereinzelt, und meistens im Wechsel mit anderen Stellungen vor. Dabei wird häufig, sogar auch beim normalen Kontakt 2 und 3, eine Umwendung der Grundspirale beobachtet. Da derartige Verhältnisse bezüglich der Anschlußtheorie der Blattstellung sehr interessant sind, und da sie ferner mit der weiteren Auflösung der Ähre im engeren Zusammenhang stehen, so wollen wir dieselben noch näher erörtern.

a) Der Kontakt 3 und 5.

Dieser Kontakt kommt bei der *Spiranthes*-Ähre nur selten

vor; er ist nur auf die kräftigeren Individuen mit dickerer Grundachse beschränkt. Die absolute Größe der Organanlage scheint demnach eine bestimmte Grenze nicht überschreiten zu können, anders als dies beim Vegetationsscheitel selbst der Fall ist, welcher als unmittelbarer Fortsatz der Grundachse je nach dem Ernährungszustand ziemlich variabel ist.

Er entsteht im Anschluß an den Kontakt 1 und 2 der unteren Stengelblätter, wie es auch beim normalen Kontakt 2 und 3 unserer Pflanze und überhaupt beim Übergang der ungleichnamigen Organe häufig der Fall ist. Diese Stellung ist also schon vom unteren Teil der Ähre an deutlich erkennbar. Was die Übergangsform desselben betrifft, so ist sie schon von Iterson ausführlich beschrieben worden. Man vergleiche hierüber das genannte Werk Itersons (l. c. S. 269 und Fig. 4, Taf. XIII).

Dieser Kontakt geht aber bei der *Spiranthes*-Ähre mit der allmählichen Abnahme des Stielumfangs in eine andere Stellung über, wie z. B. in den Kontakt 3 und 4. (Siehe Fig. 17 u. 27b, Taf. IV).

b) Der Kontakt 3 und 3.

Dieser Kontakt kommt gewöhnlich im Wechsel mit dem 2 und 3 vor. Reine dreizählige alternierende Quirle kommen aber nicht vor, sie sind nämlich bald schwach rechts-, bald schwach linksläufig. Die Organgröße scheint demnach, selbst nach der Herstellung der neuen Stellung nicht ganz konstant geworden zu sein.

Beim normalen Übergang dieses Kontaktes aus dem 2 und 3 erfährt eine 2er Zeile eine einmalige Verzweigung, die 3er Zeilen gehen aber ungestört fort, wie es schon von Schwendener festgestellt worden ist ('78, S. 64). Er wird ferner nicht so schnell ausgeführt, wie beim Übergang von ungleichnamigen Organen, sondern kommt nur langsam zustande[1], und zwar in der Weise, daß sich die Neigung der Grundspirale allmählich verkleinert, bis die Blüten je drei und drei quirlweise gruppiert sind.

Dieser Übergang wird aber nicht durch die kontinuierliche

1) Solcher Übergang läßt sich auch unter Umständen schon von Beginn der Ähre an, also im Anschluß an die unregelmäßigen Stengelblätter, bemerken (Fig. 19 c, Taf. IV).

Verkleinerung sukzessiver Organe, sondern dadurch herbeigeführt, daß die Größenabnahme je nach den Zeilen—die drei 3er Zeilen, die hierbei ungestört nach oben fortgehen und endlich zusammen die Glieder jedes Quirls bilden—verschieden ist. Der dreizählige Kontakt, welcher eine einmalige Verzweigung der einen Koordinationszeile herbeiführt, entsteht dabei stets zwischen den größten und kleinsten Zeilen. Die beistehende Fig. 1 stellt beispielweise die Übergangsform solch einer Ähre, deren aufgelöste Infloreszenz in Fig. 20b, Taf. IV gezeigt ist, anschaulich dar.[1] Bei der einen der drei 3er Zeilen (9, 12, 15, ... 30) hat sich die relative Organgröße rascher, und bei der nächst oberen (8, 11, 14, ...28) langsamer verkleinert, und bei der zweit oberen (7, 10, 13, ...29) ist sie noch später kleiner geworden. Dieser Unterschied der Organgröße ist sogar bei der aufgeblüten Ähre noch bemerkbar. Man vorgleiche z. B. in der photographischen Aufnahme (Fig. 20b, Taf. IV) die Blüten Nr. 7 u. 9, 13 u. 15, 16 u. 18, deren erste Glieder deutlich größer sind als die folgenden.[2]

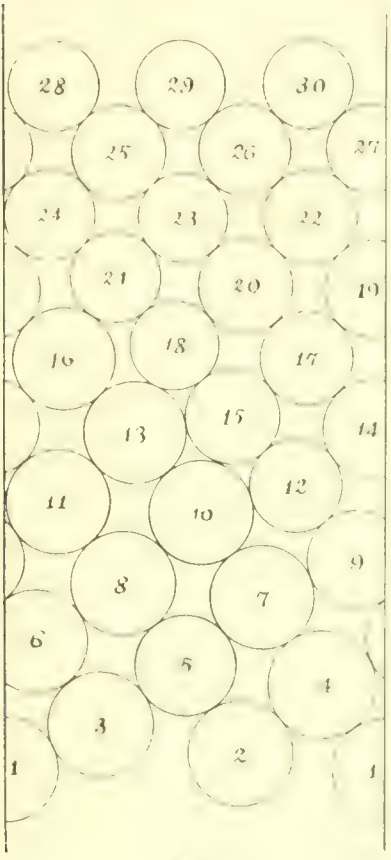


Fig. 1.

Stellungsverhältnisse beim Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 3 (vgl. Fig. 20b, Taf. IV).

1) Die graphische Darstellung wird hier der Einfachheit wegen mit Kreisen in der Zylinderfläche repräsentiert. Es ist hier aber gewisse Willkür vorhanden, weil die relative Organgröße sich nicht ermitteln läßt; sie wurde nur möglichst naturgetreu konstruiert. Was die geometrische Konstruktion der regelmäßigen Stellungen anbelangt, vergleiche man die mehrfach zitierte Abhandlung Itersons.

2) Natürlich muß man hierbei stets darauf Rücksicht nehmen, daß sich die Blüten, selbst bei den konstanten Stellungen nach den allmählich verkleinern. Dies ist nicht allein von der Blütenzeitfolge, sondern hauptsächlich dadurch veranlaßt, daß die absolute Größe des Stammdurchmessers und der Seitenorgane mit dem Höherwerden sich allmählich verkleinert. Dasselbe Verhältnis wird nach der Reife der Ähre beibehalten.

Ziehen wir also aus der Grundspirale der alten Stellung drei Glieder in der Weise hervor, daß das unterste Glied derselben zur größten Zeile, und das oberste zur kleinsten gehört (z. B. Nr. 7, 8 u. 9 in Fig. 1, S. 33), so liegen die drei 3er Zeilen nach der Überschreitung von je sieben Gliedern schließlich in einem Quirle beisammen. An der Übergangsstelle ist also die Steighöhe der größeren Zeile im Maßstab des Stammumfangs $^2/_{13}$ so hoch als die der kleinsten.

In Wirklichkeit sind aber die Übergangsfiguren, sowohl an dem Verkleinerungsgrad der Organgröße, als auch an der Steighöhe jeder 3er Zeile, je nach der Ähre ziemlich verschieden. Der Übergang wird bald schnell, bald aber sehr langsam ausgeführt; bisweilen wird die Anordnung allmählich quirlständig (Fig. 19 d. Taf. IV), meistens schwanken aber die Stellungen ziemlich weit, so daß bald die oberen beiden Glieder, bald die unteren beiden näher stehen als das übrig bleibende dritte. Es gibt sogar Fälle, in denen nach Einleitung eines schwachen Quirls der ursprüngliche normale Kontakt wieder hergestellt wird (Fig. 25, Taf. IV). Wir können also nach der gegebenen Unterlage nicht immer auf die folgende Stellung schließen, sondern den Übergang erst nach dem Entstehen der neuen Stellung konstatieren.

c) Der Kontakt 3 und 4.

Diese Stellung kommt unter den anomalen am häufigsten vor. Sie tritt aber in der Ähre niemals vereinzelt, sondern stets im Anschluß an den Kontakt 2 und 3, 3 und 5 oder 3 und 3 auf. Beim Übergang aus der Hauptreihe erfährt die Grundspirale stets eine Umwendung. Wenn diese Stellung einmal fest entschieden ist, so bleibt sie meist bis zur Spitze der Ähre unveränderlich.

α) Der Übergang des Kontaktes 3 und 5 in den 3 und 4.

Bei diesem Übergang erfährt die Ähre, soweit ich bisher beobachtet habe, stets eine Verminderung der einen von den fünf 5er Zeilen, während die drei 3er Zeilen hierbei ganz unverändert bleiben. Die Verzweigung der einen 3er Zeile und das Ver-

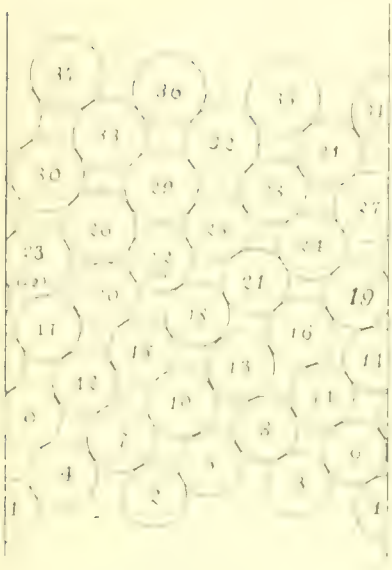


Fig. 2.

Stellungsverhältnisse beim Übergang des Kontaktes 3 und 5 in den 3 und 4 (vgl. Fig. 17, Taf. IV).

schwinden der zwei 5^{er} Zeilen werden niemals beobachtet. Die beistehende Fig. 2, deren Ähre in Fig. 17, Taf. IV gezeigt ist, ist ein Beispiel hierfür.

Unter den drei 3^{er} Zeilen hat hier die Zeile 1, 4, 7....., trotz Unregelmäßigkeiten allmählich an Steighöhe zugenommen. Ihre Glieder sind daher den nächst höheren Gliedern von der unteren Zeile 2, 5, 8....., sowohl an Höhe als auch an Divergenz, immer näher gestellt (siehe z. B. Blüten Nr. 7 u. 8, 16 u. 17, 19 u. 20) und Nr. (23) der großen Zeile befindet sich höher als Nr. (22) der nächst unteren, so daß ein Nummerwechsel die Folge ist. Die Grundspirale ist mithin von 21 an umgewendet. Das nächst höhere Glied der großen Zeile (26) legt sich dann mit zwei Gliedern der unteren (20 u. 22) im dreizähligen Kontakt an, und dadurch werden zwei 5^{er} Zeilen 5, 10, 15.....und 3, 8, 13.....zu einer Zeile 26, 30, 34.....reduziert, und ein neuer Kontakt 3 und 4 wird eingeleitet. Bei 25 u. 26, 28 u. 29 ist allerdings der Höhenunterschied noch klein. Derselbe vergrößert sich aber nach oben allmählich und eine regelmäßige Spirale wird wieder hergestellt.

Die Neigung der 3^{er} Zeilen ist hier mit dem Übergang allmählich geringer geworden, während die konjugierten Zeilen sich langsam aufrichten. Die zwei 2^{er} Zeilen der älteren Stellung, 1,3, 5.....21, (23) und 2, 4, 6.....18, 20, reduzieren sich auch von 23 an zu einer Grundspirale der neuen Stellung, und dieses Verhältnis gibt der aufgeblühten Ähre ein eigentümliches Aussehen. Was den Drehungsvorgang solcher Ähre anbelangt, siehe man S. 72.

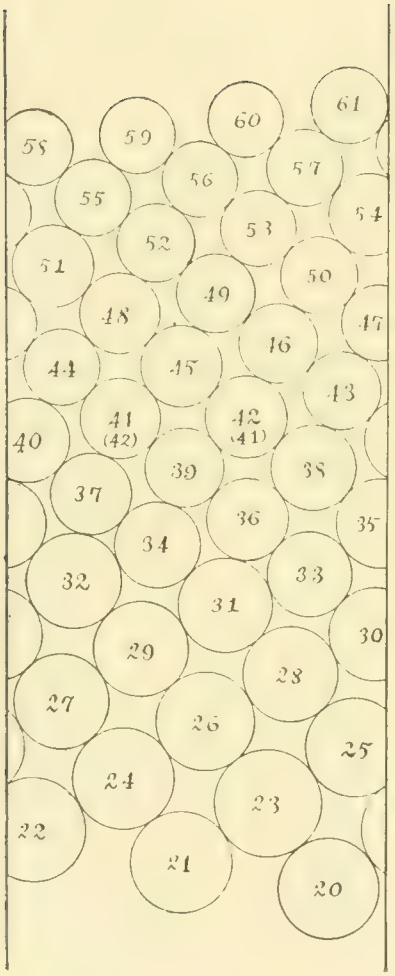


Fig. 3.

Stellungsverhältnisse beim Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 4 (vgl. Fig. 28, Taf. IV).

β) Der Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 4.

Dieser Kontaktwechsel kommt bei *Spiranthes*-Ähren am häufigsten vor. Zwei 2er Zeilen der alten Stellung werden beim Übergang durch vier 4er Zeilen ersetzt, während drei 3er Zeilen auch in der neuen Stellung als solche auftreten. Es ist niemals beobachtet worden, daß die beiden konjugierten Zeilen eine je einmalige Verzweigung erfahren. Der Übergang geht je nach der Ähre schneller oder langsamer vor sich. Fig. 3 (eine in Fig. 28, Taf. IV gezeigte Ähre) zeigt das Verhältnis.

Bei diesem Übergang ist zu bemerken, daß die Verminderung der Organgröße und der Steighöhe je nach den Zeilen verschieden ausfällt; die Zeile mit den Knospen 21, 24,.....53 verkleinert sich zuerst, während die nächst untere 22, 25,.....52 langsam, und die zweitunterste 20, 23,.....51 noch später an Größe und Höhe abnehmen. Die Glieder der kleinen Zeile stehen daher mit denjenigen der großen Zeile schließlich gleichhoch und erfahren so einen Nummerwechsel (33 u. 32, 36 u. 35, 39 u. 38, und schließlich 41 u. 42, usw.) Bei der aufgeblühten Ähre fällt dieses Verhältnis ganz deutlich ins Auge.[1]

1) Siehe z. B. Blüten Nr. 17 u. 16, 20 u. 19, 23 u. 22 und endlich 25 u. 26 usw. in Fig. 19 a Taf. IV, und 11 u. 10, 14 u. 13, 17 u. 16, 20 u. 19, 23 u. 22 und endlich 25 u. 26 in Fig. 20 d. Taf. IV.

Die Glieder der mittleren Zeile befinden sich annähernd in den mittleren Lagen, und bei der Umwendung der Grundspirale bildet ein Glied dieser Zeile den Wendepunkt.

Da bei diesem Übergang die große Zeile schief unten und die kleine vermittelst der zweit größten Zeile nach oben steht, so liegen die Verzweigungspunkte stets in der großen und in der mittleren Zeile (hier Nr. 31 u. 32), während sich beim Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 3 der Verzuweigungspunkt wegen der Umkehrung der Zeilenanordnung nur in der großen Zeile befindet.[1] Die drei 3^{er} Zeilen stehen beim Übergang allmählich weniger aufrecht, während die zwei 2^{er} Zeilen nach der Verzweigung steiler aufsteigen. Die Grundspirale der neuen Stellung entspricht den zwei 2^{er} Zeilen der alten Stellung, die sich nach dem Erlöschen des Kontaktes zu einer wenig aufrechten Zeile vereinigen (21, 23... ...37, 39 und 20, 22,.....34, 36 durch 38 zu einer Zeile 38, 40, 41, ...), und dieses Verhältnis verleiht der gedrehten Ähre, ganz wie beim Übergang des Kontaktes 3 und 5 in den 3 und 4, ein eigentümliches Aussehen (näheres darüber später).

γ) Der Übergang des Kontaktes 3 und 3 in den 3 und 4.

Diesen Kontaktwechsel konnte ich bisher nur an einem Exemplare beobachten (Fig. 18 und deren noch jüngerer Zustand Fig. 24, Taf. IV). Die Anordnung weist am unteren Teil einen unregelmäßigen Kontakt 2 und 3, der bald in den 3 und 3, und dann in den 3 und 4 übergeht. Die ursprüngliche linksläufige Grundspirale bleibt aber beim Kontakt 3 und 3 zunächst bestehen und erst beim weiteren Übergang in den Kontakt 3 und 4 von Nr. 16 an wird sie rechtsläufig. Bei 21 erfährt eine der rechtsläufigen 3^{er} Zeilen eine einmalige Verzweigung, und die neue Stellung wird dann bald regelmäßig.

Der Kontaktwechsel dieser Ähre ist also etwa als ein langsamer Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 4 zu betrachten. Der wesentliche Unterschied liegt nur darin, daß nach der

1) Die Verzweigung entsteht nur bei denjenigen Fällen, in welchen die kleine Zeile oberhalb der größeren Zeile steht. Bei der Vereinigung ist das Verhältnis gerade umgekehrt.

Entstehung des Kontaktes 3 und 3 die Zeilenbildung nicht in der Weise vor sich geht, daß die dreizähligen Quirle dadurch eingeleitet werden, sondern derart, daß die großen und mittleren Zeilen allmählich einen Wechsel erleiden, so daß die Stellung in den neuen Kontakt 3 und 4 übergeht.

Wir haben schon gesehen, daß die Anordnung der großen und kleinen Zeilen beim Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 4 gerade umgekehrt ist wie bei demjenigen des 2 und 3 in den 3 und 3. Die entgegengesetzte Zeilenanordnung wird aber durch einfache Umsetzung von beliebigen zwei der drei 3er Zeilen leicht verwirklicht. Stellen wir uns z. B. die Zeilen von oben an in der Ordnung

.....k m g k m.....

und unter ihnen beliebige zwei (z. B. m und g) als umgestellt vor, so werden die zwei Zeilen g und m mit der nächst unteren kleinen Zeile k in der umgekehrten Folge angeordnet, wie

..... k g m k g.....

(Weiteres über den Kontaktwechsel siehe VII § 7.)

d) Der Kontakt 2 und 2.

Dieser Kontakt kommt bei *Spiranthes* nur selten vor, und ist auf die relativ schlanken Ähren beschränkt. Reine dekussierte Stellung kommt auch fast nie zustande, oder selbst nach Zustandekommen des nämlichen Kontaktes schwanken die Organgröße und die Divergenz in ziemlich weiten Grenzen, und die schwache Spiralstellung kann sogar wieder hergestellt werden, wie bei den dreizähligen alternierenden Quirlen (Fig. 22, Taf. IV).

Der Übergang dieses Kontaktes aus dem 1 und 2 der Stengelblätter geht gewöhnlich schnell vor sich, indem die 1er Zeile der alten Stellung sich einmal verzweigt.

§ 8. Das Dédoublement.

Bisweilen kommt bei *Spiranthes* auch das sogen. Dédoublement vor. Seine Entstehungsweise ist hierbei bezüglich der

Anschlußverhältisse in zwei Arten zu unterscheiden. Bei dem einen Falle werden die Teilblätter und -blüten im Anschluß an je eine von den nahe befindlichen Lücken angelegt und miteinander vereinigt, wie es auch von SCHWENDENER bei *Arum maculatum* ('78, S. 79) und von ITERSON bei *Euphorbia Lathyrus* ('07, S. 283) beobachtet wurde, und bei dem anderen Falle ist die Unterlage des gesamten Dédoublements, sei es stark verwachsen oder gänzlich gespalten, nur mit einer großen Lücke versehen, so daß sich hier der Anlegungsvorgang nicht ausschließlich mit der Anschlußregel erklären läßt.

Was zunächst den ersten Fall anbelangt, so stellen Fig. 29 und 30, Taf. II, die aus den Querschnittserien einer Ähre hergestellt wurden, ein Beispiel hierfür dar. Die Stellung dieser Ähre war äußerst variabel; zuerst zeigte sie am unteren Teil einen unregelmäßigen Kontakt 3 und 4, dann einen 3 und 3, hiernach einen 3 und 4, und schließlich wieder einen 3 und 3, welcher mit einer unregelmäßigen Stellung und mit Abortus endigte, und das Dédoublement ließ sich an der Übergangsstelle des Kontaktes 3 und 3 in den 3 und 4 beobachten.

Bei einem dreizähligen Quirle (1, 2 und 3) stand Nr. 3 deutlich höher als die übrigen, so daß nach der Anlegung des nächsten Quirls (4, 5 und 6) die drei Anlagen 5, 3 und 6 eine stumpfe V-förmige Unterlage bildeten und daß dadurch eine breitere doch nicht tiefe Lücke zwischen 5 und 6 entstand. Bei der Anlegung des nächsten Quirls war mithin die Lücke zwischen 5 und 6 viel größer als sie bei der Unterlage eines Höckers zu sein bracht. Jede Teillücke zwischen 3 und 5, resp. 3 und 6 hatte mithin die Anlegung je eines Höckers veranlaßt, während 7 und 8 im Anschluß an 4 und 5, resp. 4 und 6 ganz normal angelegt worden waren. Die beiden genannten Anlagen (9 und 10) standen einander aber so nahe, daß sie bei der Vervollkommung ihres Organumrisses mit einander verwuchsen. Im nächsten Quirle standen dann die drei Blüten 11, 12 und 13 annähernd gleich hoch, dann befanden sich im nächsten oberen nicht drei, sondern vier Anlagen 14, 15, 16 und 17, und zwar die höheren beiden (16 und 17) auf den genannten Lücken—16 in Anschluß an 9 und 11, 17 aber im Anschluß

an 13 und 16—, und diese vier Glieder bildeten schon den Übergang in den Kontakt 3 und 4 mit entgegengesetztläufiger Spirale.

Dies Verhältnis findet sich natürlich nur bei den Deckblättern. Da sich nun aber die Blüten stets als die Achselprodukte der letzteren unmittelbar darüber bilden, so ist es leicht verständlich, daß sie sich bei der Verwachsung der Deckblätter auch ähnlich verhalten. Der Verwachsungsgrad ist indes bei diesen beiden Organen nicht gleich; denn die Blütenanlage nimmt nicht die ganze Breite der Blattanlage ein, während die letztere sekundär an Breite zunimmt. Bei der schwachen Verwachsung ist mithin der genannte Vorgang nur auf die Blätter beschränkt, die Blüten bleiben dabei bis zur Stielbasis ganz isoliert. (Siehe z. B. Nr. 34 und 34' in Fig. 23, Taf. IV, die im Anschluß an 32 und 31 resp. 31 und 33 angelegt und miteinander verwachsen sind.) In solchem Falle ist die Größe der Teilblüten meist viel kleiner als die der normalen, weil der Raum für die gesamten Blüten von Anfang an nicht groß ist.[1] Bei den stark verwachsenen Blütenanlagen ist aber eine einheitliche, große Blüte mit schwach gespaltenen Blattspitzen die Folge (Nr. 32 in Fig. 23, Taf. IV).

Was nun den zweiten Fall des Dédoublements anbetrifft, so veranschaulicht die graphische Darstellung eines Exemplars (Fig 4), dessen aufgelöste Ähre in Fig. 26 Taf. IV gezeigt ist, deutlich die Stellungsverhältnisse. Die Ähre zeigt am unteren Teil im Großen und Ganzen den Kontakt 3 und 4, der aber eine 7^{te} Zeile hindurch eine auffallende Ungesetzlichkeit aufweist. Die beiden nebeneinander stehenden Anlagen Nr. 6 und 6' entwickelten sich hier nicht im Anschluß an je zwei Genossen, sondern an je einen derselben (2 resp. 3), und ließen somit auf ihrer unteren Seite eine große Lücke *a* entstehen. Die beiden Anlagen 9 und 10 sind in gewöhnlicher Weise zur Anlegung gelangt, aber ebenfalls mit einer großen Lücke *b* zwischen sich. Nr 13 und 13' entwickelten sich dann als ein schwach vereinigtes Dédoublement im Anschluß an

1) Falls die ursprüngliche Blattanlage, sei es beim Dédoublement oder nicht, viel kleiner ausfällt, so wird auch die Größe der Knospenanlage sehr reduziert, und meistens ihre weitere Entwicklung sistiert.

diese Lücke. Ähnlicherweise entstehen dann die beiden Anlagen 16 und 17 und endlich darüber die dreigespaltene Blüte (21, 21, und 21''), die man als Détriplement bezeichnen darf. Die drei Deckblätter sind hier stark zusammengewachsen, die Blütenknospe 21 ist aber von 21' bis auf die Basis völlig gespalten, während 21' und 21'' mit ihren Fruchtknoten völlig verwachsen sind.

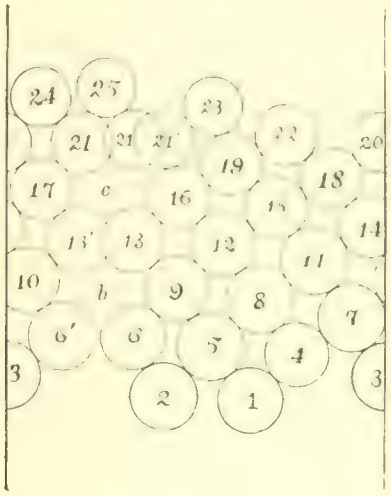


Fig. 1.

Stellungsverhältnisse eines unregelmäßigen Kontaktes 3 und 4 mit zwei Dédoublement 6,6' und 13, 13' und einem Détriplement 21, 21' u. 21'' (vgl. Fig. 26, Taf. IV).

Eine stark verwachsene Blüte sehen wir ferner bei Nr. 32 in Fig. 23, Taf. IV. Sie ist im Anschluß an 29 und 30 angelegt und ist nur als eine große Knospe mit schwach gespaltenem Blatt ersichtlich.

Die allgemeine Regel, daß ein neues Organ im Anschluß an mindestens zwei Genossen angelegt wird, ist mithin beim zweiten Fall nicht für jede Teilblüte des Dédoublements, sondern nur für die gesamte Anlage desselben haltbar. Sofern wir also nach der Anschlußregel solche gesamte Anlage als Einheit betrachten, sind die Teilblüten, seien sie verwachsen oder völlig gespalten, gespaltene Produkte, während man die Anlagen beim ersten Beispiel wohl als Verwachsungsprodukt ansehen kann. Da aber die Form der Lücke selbst von der des ersten Falls in die des zweiten in geometrischer Hinsicht ganz kontinuierlich übergehen kann, so ist zwischen diesen beiden Fällen hinsichtlich der ursprünglichen Anlagen kein scharfer Unterschied zu machen. (Weiteres vgl. VII § 4).

Die Stellungsverhältnisse um das Dédoublement werden einstweilig ganz zerstört, bald nachher wird aber in den meisten Fällen eine regelmäßige Stellung wieder hergestellt. Bei der Ähre Fig. 20 c, Taf. IV stellt die untere Stellung den linksläufigen 2^{5} und 3^{5} Kontakt dar. Einige Blüten entwickelten sich aber nicht gut.

Nr. 31 ist ein Dédoublement und die Blüten sind von Nr. 34 an plötzlich quirlständig. Bei der Ähre Fig. 23, Taf. IV sind die Blüten bis Nr. 31 in der gewöhnlichen rechtsläufigen Spirale angeordnet; Nr. 32 ist ein stark verwachsenes Dédoublement, und Nr. 34 (34 und 34') ein solches von schwacher Verwachsung. Die Kontaktverhältnisse der neuen Stellung sind hierbei ganz dieselben wie die der alten; die Richtung der Spirale ist aber von 35 an plötzlich linksläufig. Bei der Ähre Fig. 26, Taf. IV ist hingegen die Stellung oberhalb des Détriplements sehr unregelmäßig; sie entspricht annähernd dem Kontakt 5 und 6 und dann dem 6 und 6. Bei der Ähre Fig. 29, Taf. IV ist das Dédoublement 31 an dem linksläufigen 2er und 5er Kontakt angelegt worden, weiter oben sind dann die Blüten von Nr. 34 an in einem rechtsläufigen 3er und 4er Kontakt angeordnet.

§ 9 Unregelmäßige Stellungen und Gabelung.

Wie wir eben gesehen haben, gibt es bei den *Spiranthes*-Ähren im Anschluß an die normalen Stellungen verschiedene Unregelmäßigkeiten sowie auch Dédoublements verschiedenen Grades. Sie sind aber nur ein vorbeigehender Vorgang, und bald tritt ein neuer, der sogen. rechtwinklige Kontakt ein, obwohl die regelmäßige Stellung selbst sich nicht immer mit geometrischer Genauigkeit bestimmen läßt. Bisweilen gibt es nun aber auch Ähren, deren Kontaktverhältnisse ganz unbenennbar sind, und die Gabelung kommt ausschließlich bei solchen Fällen vor. Wir wollen hier zunächst einige Beispiele geben.

Bei der Ähre Fig. 11a, Taf. III sind die Blüten am unteren Teil der Achse in linksläufigen normalen Spiralen angeordnet. Nach oben ist aber die Stellung zum rechtsläufigen 3er und 4er Kontakt umgeändert, und vor der Gabelungsstelle sind zwei fünfzählige Quirle entstanden. Die Stammoberfläche scheint sich demnach allmählich vergrößert zu haben. Nach der Gabelung weisen die beiden Schenkel gleich den Kontakt 3 und 3 auf, welcher nach oben, besonders bei dem linken Gabelzweige, immer regulärer wird.

Bei der Ähre Fig. 21 b, Taf. IV entspricht der Kontakt in der Mutterachse dem 3 und 3, der bald rechts-, bald linksläufig ist. Im siebenten Quirl bildet ein Glied das Dédoublement, und von da an sind die beiden Schenkel in einer dekussierten Stellung sichtbar.

Bei der Ähre Fig. 21a, Taf. IV ist die Stellung an der Hauptachse kaum benennbar, entspricht aber vielleicht dem Kontakt 3 und 3. Nach der Gabelung zeigt der linke Schenkel den Kontakt 2 und 3, der rechte dagegen den 2 und 2, welch' beide immer regelmäßiger werden.

Bei der Ähre Fig. 11 b, Taf. III ist die Stellung in der ganzen Ähre sehr unregelmäßig, vielleicht werden die Koordinationszeilen von dem linksläufigen 2 und 3 allmählich höher, bis sie endlich vor der Gabelung den vierzähligen Quirlen ähnlich aussehen. An dem linken Gabelzweige sind drei und an dem rechten fünf Schrägzeilen sichtbar.

Bei der Ähre Fig. 20c, Taf. IV ist die Stellung ganz regellos. Schon die Stengelblätter weisen Verwachsung auf. Sie ist erst rechts-, dann linksläufig mit gedrängten Blüten. Nach der ersten Gabelung ist der rechte Schenkel nochmals gegabelt.

Bei der Ähre Fig. 11c (siehe älteren Zustand in 11c'), Taf. III sind die Blüten annähernd in vierzähligen Quirlen angeordnet. Auf der schief nach unten gerichteten Seite der Ähre sind aber zahlreiche Blüten verkümmert, so daß die Achse einseitig überwachsen ist. Kein Zeichen der Gabelung ist jedoch zu sehen.

Soweit unsere Beispiele gezeigt haben, sind bei den gegabelten Ähren die Kontaktzeilen anfangs immer höher und unregelmäßiger nach der Gabelung werden aber meistens die regelmäßigen Stellungen wieder hergestellt. Die Kontaktverhältnisse der beiden Zweige brauchen aber nicht immer gleich zu sein, was darauf hinweist, daß die Anlegungsstellen hauptsächlich durch die jeweiligen Unterlagen bestimmt werden. Daß die Kontaktzeilen vor der Gabelung immer höher werden, läßt uns auch darauf schließen, daß die Unregelmäßigkeiten und Gabelungen mit einer namhaften Vergrößerung der Stammoberfläche verknüpft sind (vgl. Schwendener, '78, S. 80 u. 95).

Solche hypertrophische Achsenverdickung allein ist aber nie der wirkliche Anlaß der Gabelung, sie ist nur die räumliche Vorbedingung derselben; denn selbst bei der schlanken Achse kommen sogar wiederholte Gabelungen vor (Fig. 20 e, Taf. IV), und andererseits ist es selbst bei der dicken nicht immer der Fall (Fig. 11 c u. c', Taf. III). Ob und welche inneren Faktoren dabei wirksam sind, und ob die Gabelung auch mit erbbaren Eigenschaften zusammenhängt wie bei der Zwangsdrehung, Fasziation, usw., läßt sich hier, obwohl wahrscheinlich, nicht entscheiden.[1]

IV. Gefäßbündelverlauf und anatomische Notizen.

Die Wachstumsdrehung der Sprossen wird häufig durch eine Streckungsverhinderung ihrer spiralig laufenden Gefäßbündel verursacht, worauf auch Teitz ('88, S. 419 ff.) schon mit Recht hingewiesen hat. Der Drehungswinkel ist aber bei ihnen nicht so groß, wie wir ihn bei *Spiranthes* beobachten; denn die Bündel, welche meistens an den nicht im Kontakt befindlichen höheren Parastichen entlang laufen, werden dabei höchstens nur bis zum Orthostich zurückgedreht, während bei der *Spiranthes*-Ähre die Grundspirale sogar den Orthostich überschreiten kann. Vorläufig ist es jedoch nicht ganz klar, ob der Bündelverlauf die Drehung hervorzurufen imstande ist oder nicht. Bei der vorliegenden Untersuchung ist es daher durchaus notwendig, den Bündelverlauf sowie andere anatomische Verhältnisse als Grundlage der Wachstumsdrehung klar zu legen.

An dem Blütenstengel unterscheiden wir zur Blütezeit eine schmale grüne Rinde, ein Sklerenchymring und ein Grundgewebe mit den Mestomsträngen (Fig. 35. Taf. II).[2] Die Dicke der Rindenschicht jedes einzelnen Internodiums ist je nach dem Niveau verschieden. Unmittelbar unterhalb der Ansatzstelle des

1) Bekanntlich ist die Gabelung bei den meisten Kryptogamen ein normaler Wachstumsvorgang, während sie bei den Phanerogamen von teratologischer Natur zu sein scheint (vgl. Velenovský, '07, S. 612), ganz wie bei der Fasziation, welch' letztere aber nach Schwendener (l. c.) in ihrer Entstehungsweise mit der ersteren nahe verwandt ist, und nach De Vries mehr oder minder erblich ist.

2) Die allgemeinen anatomischen Merkmale sind wesentlich nicht sehr verschieden im Vergleich mit anderen Erdorchideen, wie *Orchis*, *Lystera* u. dgl. (vgl. Möbius, '89, S. 284)

scheidigen Stengelblattes besteht sie aus 5–7 Zellschichten. Sie vermindern sich aber bald nach unten, bis endlich oberhalb der Insertionsstelle des nächst unteren Blattes kaum mehr als 1–2 Schichten ersichtlich sind. Nach innen berührt sich die Rindenschicht mit der Sklerenchymscheide, den äußersten Schichten des Zentralzylinders, die allmählich in das zartwandige Grundgewebe übergehen. Der Verholzungsgrad sowie die Anzahl der Schichten sind aber je nach der Stärke, den Erbeigenschaften, und der Entwicklungsstufe verschieden. Der Zentralzylinder besteht anfangs nur aus zylindrischen, Chlorophyllkörner enthaltenden Zellen. Die Verholzung beginnt erst nach der großen Periode des Wachsens, und zwar von der äußersten Schicht an allmählich nach innen. Zur Fruchtzeit kann man somit zwei bis fünf Schichten unterscheiden, obwohl die schichtige Anreihung nicht ganz regelmäßig ist. Bei einigen Fällen geht auch die Verholzung, zumal an den äußeren und inneren Kanten der Stränge, noch weiter, als ob eine Strangscheide entstehen sollte. Am unteren Teil des Stengels werden aber die vorholzten Zellen allmählich kürzer und zarter, bis sie endlich im Grundgewebe der gestauchten Grundachse verschwinden.

Die Mestomstränge bilden am oberen Teil des Stengels annähernd zwei Kreise. Im inneren Kreise befinden sich in der Regel fünf große Bündel und in Alternation mit den letzteren äußere kleine Bündel. Der Dicke der Achse gemäß gibt es aber auch im peripherischen Teil des Zylinders noch zahlreiche Anastomosen (Fig. 35, Taf. II). Der Mittelnerv des Stengelblattes ist stets mit dem Hauptbündel vereinigt, und die Seitennerven verwachsen bald mit diesem, bald aber auch mit den äußeren Bündeln, und die kleineren Anastomosen verwachsen höchstens mit den äußeren, oder laufen häufig auch isoliert nach unten den peripherischen Teil des Zylinders entlang. Nach unten hin nehmen solche isoliert laufenden Bündel immer an Zahl zu, so daß am unteren Teil des Stengels, zumal bei den dickeren, der typische Bau der Monokotyledonen entsteht.

Noch weiter unten vereinigen sich in der unterirdischen Grundachse diese kleinen peripherischen Bündel miteinander an

den Gefäßanastomosen in dem peripherischen Teil des gewölbten Grundgewebes, während die größeren Spurstränge erst etwas nach innen konvergieren und dann nach weiterem Ablauf allmählich mit den Anastomosen verschmelzen (Fig. 15, Taf. I). Der Verlauf der Rosettenblattspuren folgt dem Palmentypus, wie es bei den eine unterirdische Stammachse besitzenden Monokotylengewächsen allgemein der Fall ist (vgl. Falkenberg, '76), und wie es auch nach der Verdickungsweise der Grundachse leicht verständlich ist (vgl. Strasburger '06, S. 580).

In der Infloreszenzachse sind die Gewebearten nicht sehr verschieden von denen des Stengels; das Massenverhältnis ist aber bei der ersteren ziemlich verschieden. Die Rindenschicht entwickelt sich hier unterhalb jeder Blüte zu den besonders gewölbten Zellmassen, dem Polstergewebe, während sie bei dem Stengel nur eine gleichmäßige dünne Schicht darstellt. In morphologischer Hinsicht ist dies natürlich nur ein Blattpolster. Dasselbe steht aber mit der Entwicklung der Blütenknospe im engeren Zusammenhang. Falls die Knospenentwicklung durch einen hemmenden Einfluß nicht weiter fortschreitet, so entwickelt sich korrelativ auch das Polster nicht, während sich das Deckblatt ganz normal entwickelt (Fig. 6, Taf. III).

Im Querschnitt, an der Ansatzstelle des Deckblattes, sehen wir an der nämlichen Seite des Zentralzylinders ein halbkreisförmig oder sogar noch darüber hinaus gewölbtes Polstergewebe, in dessen Mitte sechs Blütenspuren dicht neben einander stehen. Im Winkelbereich von etwa 140° von dem eben erwähnten Gewebe befindet sich noch ein anderes, schwach gewölbtes Rindengewebe, das das Polster der nächst oberen Knospe bildet Das Massenverhältnis des Polsters und des Zentralzylinders ist aber je nach der Dicke der Achse verschieden. Bei der dickeren Achse beträgt es in der Querschnittansicht kaum mehr als $^1/_3$, bei der schlanken aber übertrifft es sogar $^1/_1$ (vgl. Fig. 32 und 33 in Taf. II). In jedem Internodium nach unten nimmt das Verhältnis allmählich ab, und schon an der Ansatzstelle der nächst unteren Blüte ist das Polster nur als schwache Andeutung bemerkbar.

Die Sklerenchymscheide entsteht zur Fruchtzeit aus 3–4

unregelmäßig angeordneten Zellschichten. Die auf der Innenseite befindlichen Zellen des Grundgewebes sind mehr oder minder verholzt, wie beim Stengel. Vor oder eben zu Anfang der Blütezeit ist aber die angehörige Scheide nicht verholzt; sie stellt dann nur lückenlose, zartwandige Zellschichten dar.

Die Anordnung der Mestomstränge ist am unteren Teil der Infloreszenzachse der des Stengels ähnlich. Nach oben reduziert sich aber die Zahl der Stränge sowie auch der Radienunterschied der beiden Kreise allmählich, und am oberen Teil der Achse sind sie meist in einem einfachen Kreise angeordnet.

Verfolgen wir nun den Verlauf der Spurstränge von einer Blüte nach unten, so laufen zuerst sechs Stränge des Fruchtkörpers zu einem großen Bündel zusammen. Dies läuft dann das Polstergewebe hindurch nach unten, nimmt den Hauptnerv des Deckblattes in sich auf, und verschmilzt endlich mit den Achsensträngen.

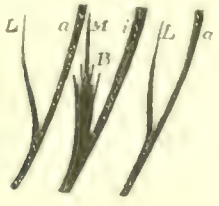


Fig. 5.

Vereinigungsweise der Spurstränge. Der erste Typus. *M* Mittelnerv, *L* Lateralnerven des Blattes, *B* Blütenspurstränge, *i* ein Achsenspurstrang des inneren Kreises und *a* ebensolche des äußeren Kreises.

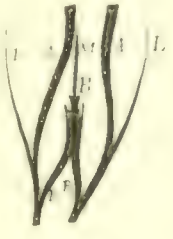


Fig. 6.

Ebensolche. Der zweite Typus. *A* Achsenspurstränge.

Was nun die Vereinigungsweise der Spuren anbelangt, so können wir zwei Typen unterscheiden. Beim einfachsten Fall (Fig. 5) vereinigt sich jede Blütenspur (*B*) ohne weitere Verzweigung unmittelbar mit einem der Hauptstränge (*i*), während die Seitennerven des zugehörigen Blattes (*L*) mit den Nebensträngen (*a*) verschmelzen, wie es beim Stengel meist der Fall ist. Bei der Infloreszenzachse aber (Fig. 6) verzweigt sich die Blütenspur meist in zwei Hälften (B_1 und B_2) und nimmt den Mittelnerv des Deckblattes (*M*) in einem seiner beliebigen Teilstränge auf.

Letztere verschmelzen dann vereinzelt mit den Achsensträngen (*A*), die dabei auch annähernd in einem Kreise angeordnet sind und keinen scharfen Unterschied zwischen Haupt- und Nebensträngen aufweisen. Die Seitennerven des Blattes (*L*) vereinigen sich in solchen Fällen auch meist mit den nämlichen Achsensträngen.

In Wirklichkeit weist aber die Vereinigungsweise manche Verschiedenheiten auf. Fig. 7 und 8 stellen den Verlauf, welchen ich bei zwei Exemplaren vermittelst sukzessiver Querschnittserien beobachtete, schematisch dar. Der Mittelnerv des Deckblattes vereinigt sich stets zur Blütenspur, welch' letztere aber

Fig. 7.
Schematische Darstellung des Gefäßbündelverlaufes einer schlanken Infloreszenzachse bei normaler Stellung.

Fig. 8.
Ebensolche einer dickeren Achse.

nur selten ungeteilt nach unten läuft (Fig. 7, Nr. 2). Sie spaltet sich meistens in zwei gleiche oder ungleiche Hälften, oder sogar in drei Teilstränge (Fig. 8, Nr. 3, 8 u. 9). Diese vereinigen sich dann meist mit den auf beiden Seiten befindlichen Achsensträngen, oder auch mit den quer entfernten Seitensträngen (Fig. 7, Nr. 4; Fig. 8, Nr. 8 u. 1), oder sie können auch einstweilig unvereinigt nach unten laufen (rechte Schenkel von Nr. 11, Fig. 8). Die Seitennerven des Deckblattes verschmelzen sich meistens mit denjenigen Spuren, mit denen sich die Teilstränge der zugehörigen Blüten vereinigen. Diese Verschmelzung findet meistens früher statt

als die der Blütenspuren, oder erst nach der Vereinigung mit den letzteren (Fig. 8, Nr. 2 u. 7). Sie können sich aber auch mit den entfernt laufenden Spuren (Fig. 7, Nr. 4; Fig. 8, Nr. 10 u. 11) oder mit den Anastomosen vereinigen (Fig. 8, Nr. 4), oder sie können auch ganz vereinzelt laufen (Fig. 7, Nr. 3).

Die Achsenstränge vergrößern sich nach der Verschmelzung mit den neuen Spuren bedeutend, dann verkleinern sie sich allmählich, bis sie sich endlich mit den unter ihnen befindlichen neuen vereinigen. Alle Achsenstränge sind demnach Spurstränge; es gibt keine stammeigenen Stränge.

Solche wiederholte Vereinigung der Achsenspuren mit den Blütenspuren befindet sich bei je sukzessiven 5^{er} Blüten, oder die ersteren laufen die nicht im Kontakt befindlichen 5^{er} Zeilen entlang. Die Laufrichtung ist also stets tangentialschief kathodisch und der Grundspirale entgegengesetzt gerichtet. Ein ähnliches Verhältnis gilt auch bei anderen Kontakten. Bei dem Kontakt 2 und 2, und dem 3 und 3 sind es Orthostichen; bei dem 3 und 4 die 7^{er} Zeilen und bei dem 3 und 5 die 8^{er} Zeilen, bei welch letzteren aber die Richtung anodisch ist.

Die Drehung der *Spiranthes*-Ähre ist demnach keine Resistenztorsion; denn die Drehungsrichtung der normalen Ähre, deren Kontaktverhältnisse 2 und 3 sind, ist gerade kathodisch; der ursprünglich gegebene tangentialschiefe Verlauf der Stränge vergrößert sich immer mit der Streckung der Achse. Dies ist auch leicht verständlich; denn bei der großen Periode des Wachsens ist noch kein verholztes Element vorhanden, mit Ausnahme von ein bis drei Ring- oder Spiralgefäßen. Selbst wenn die anodische Drehung vorkommen sollte, könnten die Mestomstränge nicht das anlaßgebende Moment sein. Daß es bei den Ähren mit dem gewöhnlichen 2^{er} und 3^{er} Kontakt bisweilen anodisch gewundene Exemplare gibt, (vgl. V § 6 b) ist also auch nicht als Resistenztorsion zu betrachten; die Stränge drehen sich dabei weit über die Orthostichen.

Ob nun aber die Mestomstränge, falls keine anderen Faktoren entgegenwirken, imstande sind, die Achse bis zur Divergenz von $^2/_5$ zu drehen, oder ob sie bei der Drehung einen Widerstand

leisten können oder nicht, ist damit natürlich noch nicht entschieden. Jedenfalls ist es aber sicher, daß die Drehung der *Spiranthes*-Ähre keine Resistenztorsion ist. Es ist die Anordnung der Knospen sowie die der Achsengewebe selbst, was die Drehung und deren Richtung wesentlich bedingt.

V. Wachstumsvorgänge der Ähre.

A. Verschiebung und Wendung der Knospen.

§ 1. Streckung der Ähre.

Am Anfang Juni hebt sich die Ähre mitsamt den umhüllenden Stengelblättern aus der Blattrosette empor. Die unteren Internodien des Stengels, die sich schon Ende April bildeten, sind dabei gerade in der großen Periode des Wachsens, während die oberen Blüten sich eben in der Ausgestaltungsphase befinden, und während bei der großgestalteten Ähre die Anlegung der neuen Anlage sogar noch im Gang zu sein scheint[1].

Zur Zeit des Hervorsprießens sind die Knospen noch dicht von den Deckblättern bedeckt. Selbst die unterste Knospe ist nur als ein kleines, flach gedrücktes Gebilde ersichtlich. Die gesamte Länge der Knospe beträgt kaum mehr als die Hälfte des Deckblattes. Die Ähre sieht mithin wie ein glatter, steiler Kegel aus, und die schräg ansteigenden fünf 5^{r} Zeilen der Deckblätter sind sehr auffällig (Fig. 12a, Taf. III). Die Knospen, besonders ihre Kronenteile, schwellen dann immer rascher an, und in ein bis zwei Wochen treten einige von den unteren Knospen schon über das Deckblatt hinaus.[2] Der Fruchtkörper nimmt dann als Orientierungsorgan auch an Größe zu. Seine ellipsoidische Gestalt wird

1) Weil die Anlegung neuer Organe im Vegetationskegel allmählich langsamer wird, und einige obere Höcker dann ohne weitere Ausgestaltung zu Grunde gehen, so ist zur Zeit eine scharfe Begrenzung der wirklichen Blütenanlagen von den Kümmerlingen nicht möglich. Es scheint vielmehr, daß die weitere Entwicklung der jüngeren Anlagen durch die nachherige Ernährungsstörung modifiziert wird. Jedenfalls gibt es keine gipfelständige Blüte (Fig. 24, Taf. II).

2) Die größeren Exemplare mit zahlreichen Stengelinternodien entwickeln sich früher als die kleineren. Der Entwicklungsgrad der Knospen zur Zeit des Hervorsprießens ist aber je nach der Ähre ziemlich verschieden.

allmählich invers ovalförmig, mit einem kurzen und schlanken Stiel an der Basis (Fig. 9). Gleichzeitig findet eine Streckung der Internodien statt. Die gesamte Oberfläche der Ähre wird dadurch allmählich wulstig und beim Aufblühen werden die Blüten schließlich in akropetaler Reihenfolge in einer zierlichen Spirale angeordnet (Fig. 47, Taf. VI).

Die Entwicklungszeitfolge sowie auch die Wachstumsgröße der Knospen, Blätter und Internodien sind aber je nach der Ähre ziemlich verschieden, und die Kontakt- und Verschiebungsverhältnisse werden auch dementsprechend modifiziert. Ehe wir aber auf die Verschiebungsvorgänge eingehen, wollen wir einstweilen unsere Aufmerksamkeit den druckleistenden Faktoren zu wenden.

§ 2. Wachstum und Krümmung der Blütenknospe.

Die Blütenknospe von *Spiranthes* zeigt einen eigentümlichen Gestaltungsvorgang. Ihr Wachstum wird nämlich 5 bis 10 Tage vor dem Aufblühen am oberen dorsalen Ende viel beschleunigt, so daß in der Seitenansicht allmählich konvexokonkav krümmt wie umstehende Fig. 9 es veranschaulicht. Weil diese Knickung stets

Fig. 9.
Gestaltungsvorgang der Blütenknospe.

zum normalen Ausgestaltungsvorgang gehört, ganz einerlei, in welcher Lage die Knospe sich befinden möge, so unterliegt es keinem Zweifel, daß es eine Nastie ist.[1] Bisweilen tritt ferner an der Bauchseite des Fruchtknotens eine starke nastische Krümmung auf (vgl. S. 97 u. 103). Diese beiden Nastien sind wesent-

1) Ob es Autonastie oder Geonastie ist, erfordert aber noch weitere Untersuchungen. Jedenfalls ist es aber keine Photonastie, weil die Knickung auch im Dunkeln in ganz gleicher Weise vor sich geht.

lich nichts anderes als die von De Vries zuerst bezeichnete Epinastie und Hyponastie der dorsiventralen Organe ('72, S. 249). Da aber bei den meisten Orchideen und einigen anderen Pflanzen die morphologische Oberseite der Blüte oder Blätter sich nachher in die physiologische Unterseite verwandelt, so sind hier die Ausdrücke, Epinastie und Hyponastie ungeeignet. Wir möchten hier daher diese Nastien als Dorsinastie und Gastronastie bezeichnen, wie dies schon von Pfeffer ('04, S. 356) beiläufig geschehen ist. Es ist aber nur die Dorsinastie oder die Rückenknickung, die bei der *Spiranthes*-Blüte besonders ausgeprägt ist, und die bei der Drehung der aufrechten Ähre eine wichtige Rolle spielt.

§ 3. Mechanische Bedeutung des Deckblattes.

Das Deckblatt entsteht in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht durch Querfaltung des ursprünglich im Kontakt 2 und 3 angelegten Höckers (Fig. 21, Taf. II). Sein Querdurchmesser oder die Breite der Einfügungsstelle entspricht also anfangs annähernd 0.277 des Stammumfangs,[1] nimmt aber dann um die Stammfläche herum noch weiter an Breite zu, so daß die Berindungsverhältnisse sich mehr oder minder dem Kontakt 1, 2 und 3 nähern. Bei der weiteren Entwicklung nimmt ferner das Polstergewebe, welches unmittelbar von der Insertionsstelle hinabläuft, besonders an Dicke zu. Seine Querschnittfläche übertrifft bei der schlanken Ähre sogar die des Achsenzylinders (vgl. S. 46). Die Insertionsstelle des Blattes wird daher auch entsprechend größer und beträgt zur Blütezeit etwa den halben Umfang des Stammes (Fig. 28, Nr. 17, Taf. II). Das Deckblatt ist auch persistent und ist zur Blütezeit noch viel breiter als der Fruchtkörper. Es hüllt von Anfang an die Rücken- und Flankenseite desselben dicht ein, und ist nach außen konvex gekrümmt.

Durch diese drei morphotischen Merkmale—die relative Breite der Insertionsstelle im Vergleich mit dem Stammumfang, die relative Größe im Vergleich zum Fruchtkörper, und die

1) Was die mathematische Berechnung der Organgröße anbetrifft, vergleiche man Iterson, l. c. S. 35, usw.

Konkavität—wirkt das Deckblatt stark dem von der Knospenbewegung herbeigeführten Radialdruck entgegen. Welche Bewegung auch immer die Knospe machen würde, so würde doch das Blatt nie leicht umgewendet werden, und immer den Fruchtkörper fest stützen. Es ist ja im mechanischen Sinne das Stützblatt, und vermittelst derselben wird auch wohl der Kontakt der Knospen beibehalten. Die Knospen sind mithin nur in den tangentialen Richtungen, rechtes und links, leicht beweglich, und die Verschiebung der Knospen wird durch den tangentialen Komponenten des radialen Druckes herbeigeführt, wobei die Knospe mit dem Stützblatt und Polster in die nämliche Richtung gerückt wird und dadurch die Achsendrehung veranlaßt.

Wird aber die Druckwirkung der Blüte sehr stark, wie das bei bestimmten Kontaktverhältnissen der Knospen der Fall ist, so wird diese Wirkung mittelst des Blattes auf's Polstergewebe übertragen, und beeinflußt so unmittelbar die Torsion der Achse (Fig. 8 a–e, 9 b u. c, Taf. III). Bei der unverletzten Ähre wird also die Blütenbewegung sowie die Achsendrehung stets durch diese Stütz- und Übertragungswirkung des Blattes bedingt und bisweilen unmöglich gemacht (davon später).

Entfernt man aber das Blatt vor der Knickung der Knospe, so wird die Blütenbewegung natürlich leichter ausgeführt, die Drehung der Ähre wird aber dadurch auch ziemlich modifiziert. So stößt z. B. bei der normalen aufrechten Lage der Achse, die zunächst hier in Betracht kommt, die entblätterte Knospe bei ihrer Knickung mit ihrer Spitze gegen die Lücke zwischen den oberen Knospen. Die Druckwirkung wird aber nie stark, weil die Stielbasis sehr schlank und leicht biegbar ist. Mit Verstärkung der Knickung weicht die Knospenbasis immer weiter von der Achse ab, und die Knospe stößt als ein bogenförmiges Gebilde in die Knospenlücke. Die Orientierung der Knospe wird mithin nur dann ermöglicht, wenn die obere 2te oder 3te Knospe durch die Streckung der Achse nach oben verschoben wird (Fig. 30, Taf. V). Blüht sie hingegen schon vor der Achsenstreckung auf, so bleibt sie, infolge der Verhinderung durch die Stammachse, meist ungerückt in der Medianstellung.

(Siehe z. B. Fig. 8 d, Taf. III; Fig. 18 u. 19 b, Taf. IV; Fig. 30 u. 31, Taf. V). Die Drehung der Achse wird dadurch auch mehr oder minder modifiziert.

§ 4. Stereometrische Kontaktverhältnisse der Blütenknospen.

Bei der jüngeren Ähre sind, wie erwähnt, die steil laufenden fünf 5^{er} Zeilen der Deckblätter sehr auffallend, während die schräg ansteigenden drei 3^{er} Zeilen nicht sehr auffallen, und die zwei 2^{er} Zeilen in der Oberflächenansicht kaum als Kontaktzeile sichtbar sind. Wir haben aber schon gesehen, daß dieser ausgeprägte 5^{er} Kontakt nur ein sekundär entstandener Überschichtungskontakt ist, welcher an der Achsenfläche gänzlich verschwindet, während der 2^{er} und 3^{er} Kontakt mit der Annäherung an den inneren Teil der Ähre immer deutlicher wird (vgl. S. 29). Die sich berührenden Teile jeder Knospe sind notwendiger Weise mit Bezug auf ihre Form und Neigungen sowie mit Bezug auf die Länge der Internodien, je nach der Zeile, ziemlich verschieden.

Bei der 5^{er} Zeile berühren die aufeinanderfolgenden Knospen in einer Divergenz von annähernd $27° \, {}^{9}/_{13}$ mit ihrem Bauch den Rücken der nächst oberen Blüte; sie berühren jedoch die Basis der letzteren nur mit ihrer Spitze, weil ihr Höhenunterschied der Länge von fünf Internodien entspricht. (Siehe z. B. Blüten Nr. 10 u. 15, 11 u. 16, 12 u. 17 in Fig. 28, Taf. II; Fig. 9 c, d u. e, Taf. III. Vgl. auch S. 29).[1] Bei den 2^{er} Zeilen hingegen berühren sich die Knospen in einer Divergenz von $83° \, {}^{5}/_{13}$ nur an ihren basalen Teilen seitlich miteinander. Da nun die Knospen radialschief nach oben gerichtet und nach der Spitze hin spindelförmig geformt sind, so nehmen ihre Berührungsflächen mit Entfernung aus der Achsenfläche, also an der Kronenspitze, bald ab und erlöschen dann gänzlich, während die zugehörigen Deckblätter noch ziemlich lange miteinander in Berührung bleiben (siehe z. B. Nr. 1, 3,.....11, 13, 15 u. 17 in Fig. 28, Taf. II). Bei den 3^{er} Zeilen stehen die Knospen in einer Divergenz von $55° \, {}^{5}/_{13}$ und mit dem

1) Der Kontakt einer Knospe mit der nächst oberen kommt natürlich stets vermittelst des Deckblattes der letzteren zustande. Bei den 2^{er} und 3^{er} Knospen ist das nur auf ein Blatt beschränkt, bei den 5^{er} Knospen aber kommen noch die seitlichen Spreiten der 2^{er} und 3^{er} Blätter hinzu. Siehe z. B. Nr. 11, 13, 14 u. 16 in Fig. 28, Taf. II.

Höhenunterschied von drei Internodien näher nebeneinander als die der 5^{er} und 2^{er} Zeilen, so daß sie mit ihrer Krone die Flanke der nächst oberen Knospe berühren. Bei den darauf folgenden Verschiebungen stellen sie damit stets die wirksamsten Kontaktzeilen vor.

§ 5. Verschiebungen der Knospen.

Nach dem Hervorsprießen der Ähre streckt sich die Achse in den meisten Fällen schneller als die Knospen, so daß die Zwischenräume zwischen den Knospen sich allmählich vergrößern und endlich die freie Stammfläche sichtbar wird. Gleichzeitig erfahren aber die Knospen eine lebhafte Volumenzunahme und bilden nun in sich selbst wirksame Kontaktkörper. Jede Knospe drückt dann die nächst obere nach innen und die nächst untere nach außen. Da aber die obere Knospe jedes Kontaktpaares auf die Berührungsstelle stets mit einem kürzeren Arm einwirkt als die untere, so verschiebt die obere beim gegenseitigen Druck die untere viel leichter als sie von der letzteren verschoben wird. Da ferner die obere Knospe mit ihrer inneren Fläche, nach welcher sie eben gedrückt worden ist, mit der nächst oberen in enger Berührung steht, während die Außenfläche der unteren Knospe desselben Paares, nach welcher sie auch gedrückt werden sollte, unmittelbar an den freien Raum grenzt, so ist der Reibungswiderstand gegen die Verschiebung bei der ersteren viel größer als bei der letzteren. Es ist also klar, daß beim gegenseitigen Druck durch Volumenzunahme die untere Knospe viel mehr verschoben werden müßte als die obere. Und in der Tat wird in dieser Entwicklungsphase die obere Knospe von der unteren kaum verschoben.

Jede untere Knospe wird mithin durch den Druck der oberen nach der entgegengesetzten Seite verschoben. Da aber ihre Auswärtswendung durch die Stützung des Blattes verhindert wird, so kommt bei der Verschiebung der radiale Komponent kaum in Betracht. Die Knospe wird vielmehr hauptsächlich in eine leicht bewegliche, tangentiale Richtung verschoben. Da ferner ihre Stielbasis mit der Stammachse unrückbar verbunden ist, so

erscheint uns diese Verschiebung als eine seitliche Neigung der Knospe.

Die Verschiebungsrichtung ist aber selbst bei der normalen Stellung je nach den stereometrischen Kontaktverhältnissen der Knospen oder den Wachstumsverhältnissen der Achse und Knospen verschieden. Wenn die Achsenstreckung nicht lebhaft oder die Längenzunahme der Knospen relativ schneller ist, so wird der 5er Kontakt zur Zeit der Verschiebungsphase noch mehr oder minder beibehalten, und die Knospen werden von den schwach kathodisch gestellten 5er oberen über den Orthostich nach der anodischen Seite verschoben, und ihre ursprüngliche kathodische Neigung, die hauptsächlich von der Insertionsschiefe des Deckblattes veranlaßt wurde, wird dadurch mehr oder minder anodisch umgeändert (Fig. 3 a Nr. 14; 3 c Nr. 18; Fig. 9 c Nr. 16; 9 d Nr. 13, Taf. III). Wir möchten diesen Vorgang als die erste anodische Verschiebung bezeichnen.

Bei den meisten Ähren erlischt aber der 5er Kontakt infolge der lebhaften Streckung der Achse schon vor dem raschen Wachstum der Knospen. Selbst wenn er aber noch zeitweilig beibehalten ist, ist er meist nicht wirksam genug, um dadurch die erste Verschiebung zu bewirken. Denn die Berührung der 5er Knospen ist nur auf den Bauch und Rücken, und zwar Spitze und Basis beschränkt, während die Knospen der 3er Zeilen mit ihren Flanken dicht nebeneinander stehen. Wenn also der 3er Kontakt schon wirksam geworden ist, so wird die Wirkung der 5er Zeilen leicht überwunden. Die anodische Verschiebung kommt also in der Regel nur in sehr schwachem Grade oder gar nicht vor. Das Weitere ist also von jeweiligen Umständen abhängig.

Wie dem auch sei, der wirksame Kontakt geht bald in die nächst niedere 3er Zeile, und jede 3er obere wirkt dann als Hemmungskörper auf die untere ein. Bei weiterer Entwicklung werden also die Knospen als untere 3er jedes Kontaktpaares wieder kathodisch geneigt. Wir möchten das als die zweite kathodische Verschiebung bezeichnen.[1]

1) Es sei hier bemerkt, daß der 2er Kontakt, trotzdem er in der Nähe der Achsenfläche stets entsteht, sofern der 5er Kontakt noch wirksam bleibt, infolge der Divergenz- und Höhendifferenzen kaum in Betracht kommt.

Bei den dickeren Ähren erfahren somit die Knospen meist zweimalige Schwingungen und gehen also auch zweimal in eine senkrechte Lage über. Wenn aber die Streckung der Achse sehr langsam oder wenn die Rückenknickung früher eintritt, so gehen die Knospen nach einmaliger Verschiebung unmittelbar in die anodische Wendung über. Darauf werden wir später noch zurückkommen.

Bei den schlanken oder sich lebhaft streckenden Ähren (Fig. 3d u. 9a Taf. III; Fig. 27c, Taf. IV; Fig. 47, Taf. VI) geht aber die ursprüngliche kathodische Neigung ohne etwaige Schwingung unmittelbar in die kathodische Wendung über (siehe unten). Selbst wenn die schon gekrümmte Knospenspitze in der Lücke zwischen den 3^{r} und 5^{r} Knospen geblieben wäre, so würde sie doch durch den seitlichen Druck von der oberen 3^{r} Knospe weiter kathodisch gewendet werden (Fig. 9d u. 13c, Taf. IV). Bleibt sie hingegen in der nämlichen Lücke ungerückt fest, so wird sie gezwungen in der Medianstelle aufzublühen, und verhindert dann die Drehung des zugehörigen Internodiums, oder sie wendet sich wieder in die anodische Richtung (siehe unten).

§ 6. Wendungen der Knospen.

Zu dieser Zeit oder auch noch früher fangen die Knospen an, sich dorsinastisch zu krümmen. Sie drücken dabei mit ihrer Spitze die oberen Knospen von außen, wie sie von den unteren schon gedrückt worden sind. Dieser Druck ist allerdings viel stärker als der bei der Verschiebungsphase, weil es sich hier um ein aktives Knickungsbestreben jeder Knospe handelt, während der Druck bei jener Phase nur durch die Wachstumsverhältnisse der Achse und der Seitenorgane veranlaßt wird. Die *Spiranthes*-Ähre besitzt ja ein charakteristisches Kontakt- und Drucksystem, welches wir im Gegensatz zum einfachen Kontaktsystem der Seitenorgane als Spitzenkontakt resp. -druck bezeichnen wollen.

Im Allgemeinen wird die 5^{r} obere Knospe, wegen der auffallenden Höhendifferenz und der kleinen Divergenz, durch den Spitzendruck der unteren nicht leicht verrückt oder sie wirkt einfach als

Stütze gegen die Spitze der unteren. Jede Knospe gleitet somit durch ihr eigenens Knickungsbestreben den Rücken der 5er oberen entlang tangentialschief nach hinten, und zwar je nach den obwaltenden Kontakt- und Druckverhältnissen nach rechts oder links, paßt sich dann in die Lücke zwischen den oberen Knospen (5er und 2er oder 5er und 3er) ein, rückt die obere (2er oder 3er) in die nämliche Richtung, und wendet sich endlich, bei der Streckung der Ähre, nach der hinteren Seite der Achse. Die Wendungsrichtung ist somit nach der scharfen Knickung nicht leicht veränderlich; sie wird spätestens schon beim Beginn der nastischen Krümmung bestimmt, eine Richtung, die dann beim weiteren Wachstum immer bestimmter wird.

Wie wird nun die Wendungsrichtung veranlaßt? Beim einfachen Knospenkontakt ist der 5er Kontakt, selbst wenn er in der Flächenansicht noch vorhanden ist, meist nicht sehr wirksam; denn die Knospen berühren sich dabei nur schwach tangentialschief miteinander, und der 5er Kontakt wird durch die seitliche Druckwirkung der 3er oberen leicht überwunden. Wenn nun aber die nastische Knickung schon ziemlich ausgeprägt worden und die Achsenstreckung noch nicht groß ist, so kann der 5er Kontakt wieder wirksam werden. Wenn sich nämlich die Kronenspitze noch auf der anodischen Seite der 5er oberen befindet, so strebt die Knospe danach, sich in die tiefste Stelle der Knospenlücke der 3er und 5er oberen einzudrängen, so daß der seitliche Druck der 3er oberen, durch welchen die Knospe eben veranlaßt war sich kathodisch zu verschieben, dadurch leicht überwunden wird. Die Wendungsrichtung wird dann wieder anodisch wie bei der ersten Verschiebung. Befindet sie sich hingegen schon auf der kathodischen Seite der 5er oberen, so wendet sie sich ebenfalls in die kathodische Richtung ganz wie vorher.

Kurz, inmitten der zweiten kathodischen Verschiebung oder sogar bei der ersten anodischen Verschiebung entsteht ein Spitzenkontakt der Knospe, und dadurch kann je nach den obwaltenden Kontakt- und Druckverhältnissen wieder ein wirksamer 2er Kontakt entstehen. Falls dem so ist, resultiert meist eine anodische Wendung; wenn das aber nicht der Fall ist, so wendet sich die

Ähre in die normale kathodische Richtung. Wir wollen im folgenden diese beiden Fälle noch näher besprechen.

a) Normale kathodische Wendung.

Bei der zweiten Verschiebung ist die Knospe von der 3ʳ oberen kathodisch verschoben worden. Befindet sich die Knospe beim unmittelbar folgenden Spitzenkontakt schon über dem Rücken der 5ʳ oberen, oder ist der 5ʳ Kontakt infolge der Achsenstreckung schon erloschen, so wendet sie sich in die nämliche Richtung wie vorher und krümmt sich weiter. Die Krone knickt infolgedessen, die 5ʳ obere oder deren Polster entlang, tangentialschief nach hinten, dreht sich dann mit ihrem Stiel passiv etwa 30° aus der Medianstellung, und drückt die Seitenflanke der 2ʳ oberen Knospe in die nämliche kathodische Richtung. Da nun der Spitzendruck mit der Krümmung der Krone immer stärker wird, und da ferner die 2ʳ obere Knospe von dem seitlichen Druck leicht überwunden wird, so wird jede 2ʳ obere, trotzdem sie mit kürzerem Arm Widerstand leistet, leicht von der unteren 2ʳ kathodisch verschoben. Besonders ist das bei der kleinen Ähre mit schlanker Achse der Fall (Fig. 9a, 13d, Taf. III; Fig. 47, Taf. VI), während bei der dickeren Ähre diese Wirkung bisweilen ausbleibt, weil sich bei ihr die 2ʳ Knospen nur schwach tangentialschief berühren, und weil die untere Knospe leicht über den Rücken der oberen gleiten kann (Fig 3a u. b, Taf. III).

Bei jeder Knospe wird somit die Druckwirkung von zwei Genossen ausgeübt, ein Flankendruck von der 3ʳ oberen und ein Spitzendruck von der 2ʳ unteren. Der Flankendruck der oberen Knospe ist anfangs allerdings nur ein Hindernis, das die untere Knospe bei ihrer zweiten kathodischen Verschiebung erfährt. Mit weiterer Volumenzunahme geht aber diese Verhinderung in einen aktuellen Stoß über. Obwohl der Wachstumsvorgang der gesamten Ähre in akropetaler Reihenfolge fortschreitet, so erleidet doch jede Knospe unten dieselbe Druckwirkung von der sukzessiv oberen. Wir wollen dies als akrofugale Druckwirkung bezeichnen. Dagegen ist die Wirkung der 2ʳ unteren anfangs

von keiner Bedeutung, weil der Kontakt nur auf die Knospenbasis beschränkt ist. Erst mit der Krümmung der Krone kommt sie als Spitzendruck zu voller Entwicklung. Wir wollen diese Wirkung im Gegensatz zur ersteren als akropetale Druckwirkung bezeichnen.

Bei den untersten beiden Knospen jeder Ähre kommt die akropetale Wirkung natürlich nicht zustande, während bei den obersten drei die akrofugale Wirkung ganz fehlt. Jede Knospe in einer Ähre wird also mit Ausnahme von den zwei untersten und den drei obersten, von der oberen 3er und unteren 2er kathodisch gewendet; gleichzeitig übt sie aber dieselben Wirkungen gegen die 3er unteren und 2er oberen aus, so daß die Gleichsinnigwendigkeit der Knospen dadurch erleichtert und gesichert wird.

b) Anomale anodische Wendung.

Bei den meisten Ähren wenden sich die Knospen in der eben geschilderten Weise, so daß mit weiterer Drehung eine einreihige zierliche Spirale die Folge ist. Bisweilen gibt es aber, zumal bei den kräftig entwickelten Ähren, einige anodisch gewendete Exemplare, bei denen die große Divergenz verkleinert wird, und bei denen die Blüten in auffälligen zweireihigen Spiralen angeordnet sind. Diese anomale Drehung wird aber gewöhnlich nicht bei allen Knospen der Ähre beibehalten, die wenigstens am oberen schlanken Teil der Ähre kathodisch umgewendet sind. Diese Tatsache beweist schon, daß die Wendungsrichtung durch die Kontaktverhältnisse der Knospen bedingt wird. Ja, der wahre Anlaß der anodischen Wendung liegt bloß darin, daß der 5er Überschichtungskontakt infolge der langsamen Streckung der Achse und der Rückenknickung der Knospen wieder als wirksamer Spitzenkontakt auftritt.

Bei der Rückenknickung bestreben sich die Knospen, wie erwähnt, mit ihren scharfen Spitzen möglichst in die tieferen Stellen hineinzudringen. Ist also die Achsenstreckung noch nicht lebhaft, so stößt die Spitze stark gegen die Rückenseite der 5er oberen (Fig. 9 c u. d, Taf. IV). Da sie aber gleichfalls von der 3er

oberen und 2er unteren seitlich gedrückt wird, so entsteht hier ein Kampf um die Gleitungsrichtung der Spitze. Wenn der 5er Spitzenkontakt dabei noch stark genug ist den seitlichen Druck der 3er oberen und 2er unteren auszuhalten, so krümmt sich die Knospe weiter nach der anodischen Flanke der 5er oberen,[1] drückt dann mit ihrer Spitze und zwar mit voller Kraft akropetal gegen die Flankenseite der 3er oberen, von welcher sie bis dahin akrofugal gedrückt wurde, und zwingt dadurch die letztere sich ebenfalls anodisch zu neigen (siehe z. B. Nr. 14, 9 u. 12; 16, 11 u. 14 in Fig. 32; Nr. 23, 18 u. 21 in Fig 31c, Taf. V), wobei aber der 5er Kontakt infolge der Streckung der Achse schon erloschen sein kann (Nr. 10 u. 15 in Fig. 8c, Taf. III; Nr. 13 u. 18 in Fig. 31c, Taf. V). Dieselbe Wirkung setzt sich dann sukzessiv nach oben fort.

In diesem Falle wirkt also die obere 5er Knospe (z. B. Nr. 23 versus 18 in Fig. 31c, Taf. V) anfänglich mit ihrer Basis hauptsächlich als Stütze gegen den akrofugalen Druck der 3er oberen (Nr. 20), welch letztere dadurch ihrer akrofugalen Wirkung beraubt wird, und die umgekehrt von der 3er unteren (Nr. 17) einen akropetalen Druck erleidet. Dieser Vorgang ist ein ähnlicher wie bei der normalen Auflösung der 2er Knospen. Der Druck ist aber stärker und er spielt bei der anomalen Wendung stets die Hauptrolle, weil die 3er untere, obgleich sie mit einem längeren Arm, in kleinerem Divergenzbereich stärker einwirkt, als dies bei der 2er der Fall ist.

§ 7 Weiteres über die Wendungsvorgänge.

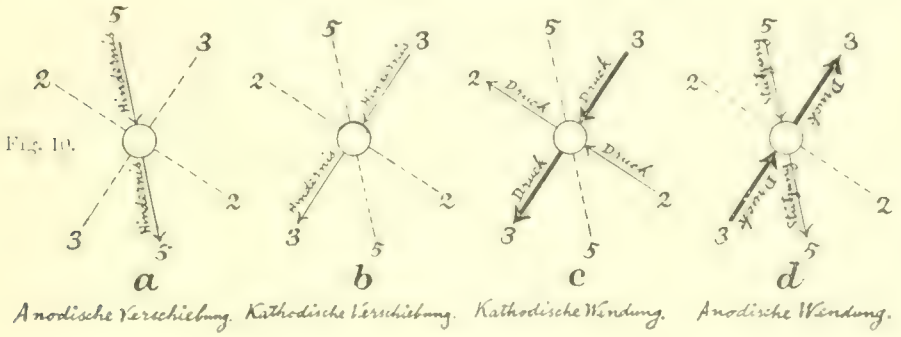
Bei den meisten Ähren, besonders bei den schlanken, streckt sich die Achse nach dem Hervorsprießen immer schneller als die Knospen (Fig. 12 u. 13, Taf. III, deren letztere die Ährenform der ersteren nach 6 Tagen darstellt), so daß der 5er Kontakt zur Wendungszeit meist verschwindet. Bisweilen gibt es aber auch Ähren, bei denen die Achsenstreckung erst bei der Rückenknickung der Knospen entsteht. Der Entstehungszustand ist daher

[1] In Wirklichkeit ist der [illegible] akropetale Wirkung der 3er unteren, die eben die anomale Wendung ausführt, schon vorhanden ist oder nicht, ziemlich verschieden (siehe unten).

von gewissem Einfluß; denn die besser ernährten (Fig. 14, Taf. III), selbst unter den Schwesterähren (vgl. a u. b in Fig. 1, Taf. III), besitzen eine dickere, sich nicht streckende Achse. Die erblichen Merkmale scheinen aber von noch wichtigerer Bedeutung zu sein; denn die Größe der Ähren und der Streckungsgrad der Achse gehen nicht immer parallel. So ist z. B. bei dem sogenannten *crispata*-Typus von Blume (vgl. S. 5) (Fig. 15, Taf. III) und den ihr nahe verwandten Typen der noch nicht blühende Teil der Ähre stets dichter zusammengedrängt als bei anderen Typen. (Vgl. dagegen Fig. 3d, Fig. 9a Fig. 13d, u. v. A. Taf. III, deren Achsenstreckung sehr lebhaft ist.) Jedenfalls ist es nur der körperliche Kontakt der frei beweglichen Knospen—sei es der ursprüngliche oder sei es ein sekundär entstandener Überschichtungskontakt—, welcher die Wendungsrichtung wesentlich bestimmt. Die Wirksamkeit des Kontaktes wird aber durch die Knospenform, den Zeitumstand der Krümmung und die Größe des Deckblattes, die wir ebenfalls als erblich betrachten dürften, stark bedingt. Bei den meisten Ähren sind die Knospen schon ziemlich lange vor der Blütezeit mit deutlichen Wölbungen und dazwischen liegenden Vertiefungen versehen; bei einigen anderen aber, wie bei *crispata* und dgl., sehen die Ähren sehr flach aus, weil sie große Deckblätter und flach gedrückte Knospen besitzen, und weil die Achsenstreckung auch sehr langsam ist. All' solche Verhältnisse mit ihren verschiedenen Kombinationen bedingen den letzten Anlaß der Wendungsrichtung.

Bei der Auflösung der Ähre wird jede Knospe zunächst von den anderen in ihrer Wendungsrichtung bestimmt, dann krümmt sie sich vermöge ihrer eigentlichen Knickung in derselben Richtung weiter, und verschiebt damit die unmittelbar daneben liegenden Genossen in die nämliche Richtung. Bei der normalen Auflösung bilden die 3er obere und 2er untere die Ursache und die 3er untere und 2er obere erleiden die Wirkung. Bei der anomalen bilden aber die 5er obere und 3er untere die Ursache und die 3er obere und 5er untere erleiden die Wirkung. Die akrofugale Wirkung der oberen Knospen kann dabei entweder eine einfache Hinderung sein, wie sie bei den ersten und zweiten Verschiebungsperioden von der

5er oder 3er oberen ausgeübt wird (Fig. 10 a u. b, S. 63), oder eine Stützwirkung, wie sie bei der anomalen Wendung von der 5er oberen ausgeübt wird (Fig. 10 d), oder schließlich auch eine wirkliche Druckwirkung wie bei der normalen Wendung, die durch



die 3er oberen hervorgerufen wird (Fig. 10 c). Die akropetale Wirkung wird aber stets durch den unter Stützung des Deckblattes wirkenden nastischen Druck der Knospe veranlaßt.

Vor der nastischen Krümmung ist aber der Auflösungsvorgang nicht lebhaft. Selbst wenn der 5er Kontakt noch besteht, bildet er kein wichtiges Moment der Verschiebung dar; er wird bald von den seitlichen Wirkungen der 3er oberen und 2er unteren überwunden. Nach der nastischen Knickung wird aber der körperliche Kontakt in neue Verhältnisse gelenkt, und es kann auch der 5er Kontakt wieder wirksam werden.

Es entsteht hier natürlich ein Kampf bezüglich der Anlaßgebung der Windungsrichtung. Ist die zwischen den 3er und 5er Knospen befindliche Lücke nicht tief genug etwa wie bei der flach aussehenden Ähre, oder ist ein Berührungspunkt am unteren Teil des Rückens der 5er oberen vorhanden, so wird der Spitzendruck leicht von der kathodischen Wirkung der 3er oberen und 2er unteren überwunden. Das Stützen der 5er oberen wird dadurch wirkungslos, und die kathodische Verschiebung geht unmittelbar in die normale Wendung über (Fig. 10 b in c). Selbst wenn sich die Kronenspitze gut in die Lücke einpaßt und wenn die Knospe danach strebt, sich durch eigene Krümmungskraft anodisch zu wenden, so wird doch die Gegenwirkung der 3er oberen und 2er

unteren dadurch nicht immer überwunden. Falls dabei die Achsenstreckung schneller vor sich geht, so erlischt bald der Kontakt, und jede Knospe wendet sich nach der schon bestimmten Richtung. Falls aber die Achsenstreckung nicht groß ist, oder die Knospen schon früher aufblühen, so bleiben sie an Ort und Stelle ungewendet. Dies kommt bei der 2er unteren häufiger vor als bei der anodisch gewendeten Knospe selbst, weil der 2er Kontakt wegen des kleineren Höhenunterschieds länger bestehen bleibt als der 3er, und weil dabei die 2er untere Knospe mit ihrem längeren Arm entgegenwirkt.

Die anodische Wendung einer einzigen Knospe kann aber diese Bewegung nicht auf alle oberen Knospen übertragen, weil die akropetale Wirkung einer Knospe sich nur die eine von den drei 3er Zeilen hindurch nach oben verbreitet. Die akropetale Wirkung jeder Knospe auf die 2er oberen, die bei der normalen Wendung entsteht, wird dabei natürlich ausgeschaltet, und die anodische Wendung wird dadurch nie herbeigeführt. Selbst wenn zwei aufeinander folgende Knospen anodisch gewendet wären, könnten sie damit keine positive Wirkung auf die andere 3er Zeile ausüben. Es bedarf ja für die kontinuierliche Wendung mindestens drei sukzessiver, anodisch gewendeter Knospen, und sie wird meist nur in denjenigen Fällen leicht verwirklicht, wo der Spitzenkontakt unmittelbar auf die erste Verschiebung folgt (Fig. 10 a in d), wie es bei der in Fig. 9 c u. d, Taf. III gegebenen Ähre deutlich sichtbar ist, und wie es bei den Ähren Fig. 27a, Taf. IV und Fig. 32b, Taf. V der Fall ist. Bei den übrigen Fällen, wo einige untere Knospen schon kathodisch gewendet sind, verstärkt sich die anodische Wirkung nur allmählich, und die Ähren sind dabei öfters mit einigen ungewendeten Knospen zu sehen (Fig. 8c, d u. e, Taf. III; Fig. 32c, Taf, V). (Vgl. unten Tabelle V, S. 66.)

Der 5er Kontakt wird aber meist nicht lange beibehalten; er wird im mittleren Teil der Ähre allmählich schwächer und erlischt dann. Ist nun einmal in einer Knospe (sie sei Nr. O genannt) der Kontakt erloschen, so können wir je nach der Stärke der gegenseitigen Wirkungen verschiedene Fälle erwarten. Falls die katho-

dische Tendenz schon stärker geworden ist, wie sie vom eigenen Drehungsbestreben der Achse herbeigeführt wird (siehe unten), so wird die Knospe durch die akrofugale Wirkung der 3er oberen (Nr. 3) kathodisch geneigt und gleichzeitig erlischt die akropetale Wirkung gegen dieselbe. Sie drückt ferner die sukzessiven 2er oberen (2, 4, usw.) kathodisch, so daß drei 3er Zeilen (2, 3 u. 4) gleich kathodisch werden. Der Nr. 1, die von der Wirkung befreit worden sein sollte, wird aber nach weiterer Entwicklung der Knospen unmittelbar von Nr. 4 entgegenwirkt, so daß sie auch nicht imstande ist, sich stark anodisch zu wenden. Es wird also, falls die kathodische Tendenz stark genug, was gewöhnlich der Fall ist, sofort die normale Wendung wieder hergestellt. Ist hingegen diese Tendenz noch nicht stark, so wird die Wendung natürlich sehr erschwert. Näheres ist also von den jeweiligen Umständen abhängig. Wenigstens im oberen schlanken Teil der Ähre sehen wir stets eine normale Auflösung und unterhalb derselben eine Übergangsstelle.

An der Übergangsstelle bleiben die Knospen, wegen der entgegengesetzten Wirkungen der oberen und unteren Knospen auf einander, relativ lange in der Medianstellung. Blüht die Knospe in dieser Lage schon auf, so kann die Krone nicht mehr über die oberen Knospen oder die Achse entlang gleiten, und ihre Blütezeit endigt so in einer gezwungenen Lage. Das ist besonders dann der Fall, wenn die Krümmungskraft des Fruchtkörpers und die Drehbarkeit und die Streckung der Achse nicht stark ist, während bei den schlanken Ähren die Knospen mitsamt den Polstern meist in beliebiger Richtung um die Achse gleiten. Bei der ungewendeten Knospe wird auch die Drehung des zugehörigen Internodiums annähernd sistiert. Die Einzelheiten sind also je nach der Ähre verscheiden. Die folgende Tabelle zeigt einige Beispiele.

Tabelle V.

Wendungsrichtung der Knospen bei der anomalen Auflösung und deren Übergangsstellen.

Nummer der Ähre	Richtung der Grundspirale	Nummer der Blüten																				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	usf.
Fig. 8 b, Taf. III	R	r′	r′	l	r	l	l	l	l	l	(l	l	...	...									
„ d „	L	m	r	m	m	r′	r′	r′	r	r′	r	r	r	r	(r	...	..						
„ e „	L	m	m	r	r′	l	l′	l	m	l	l	r	l	r	r	r	(r	r	l	l	l	...	...
Fig. 27 a, Taf. IV	R	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l
Fig. 31 Taf. V	R	r	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l′	l	r′	r′	r	r	r
Fig. 32 a, „	R	r	r	r	r	r	r	(r	r	l′	l′												
„ b „	L	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	(r	r	r	r	...	...					
„ c „	L	m	l′	l′	l	l′	r′	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	(r	r	r	r	r	r

(r rechts, r′ schwach rechts, l links, l′ schwach links und m median. Die Nummern hinter der Parenthese bedeuten die noch nicht aufgeblüten Knospen.)

Hilft man aber bei den geeigneten Ähren künstlich mit, so wird die anodische Wendung ziemlich lange beibehalten. Man muß zu diesem Zweck wenigstens einmal täglich den noch nicht aufgelösten Teil der Ähre anodisch umdrehen. Die Kontaktverhältnisse werden dadurch leicht umgeändert. Die Knospen nämlich, die durch die kathodische Druckwirkung der 3er oberen schon über den Rücken der 5er oberen hinüber geglitten oder das zu tun eben in Begriff sind, werden dadurch wieder in die Lücke zwischen den 3er und 5er Knospen eingepaßt. Sie wachsen dann kraft des herrschenden Spitzendruckes an der Lücke entlang weiter fort und vervollkommnen schließlich die anodische Wendung. Fig. 33, Taf. V. stellt drei solche Ähren dar. Wenn man aber die künstliche Umdrehung länger als einen Tag unterläßt, so gelangen die Knospen wieder in ihre ursprüngliche Stellung. Solche Knospen drehen sich dann trotz wiederholter Umdrehung nicht mehr in die gewünschte Richtung, und auch die Blütenreihen werden dadurch zergliedert (A u. B. in Fig. 33 b, C in Fig. 33 c,

Taf. V.) Bei dem schlanken oberen Teil der Ähre, wo die akrofugale Wirkung der 3er Zeilen stärker ist, gelangen die Knospen, trotz wiederholter Behandlung, nicht leicht in die gewünschte Stellung; sie gehen immer wieder in die ursprüngliche zurück.

Nach alledem spielen die 3er Zeilen, sei der 5r Kontakt gleichzeitig entstanden oder nicht, immer die Hauptrolle bei den Verschiebungs- und Wendungsvorgängen, weil alle 3er Knospen eng zusammen stehen. Bei der normalen Wendung wirken sie akrofugal und bei der anomalen akropetal. Der 5er Kontakt ist hingegen nur ein richtungsmodifizierender, weil er bei seiner Entstehung hauptsächlich durch eine passive Stützwirkung die Wendungsrichtung verändert, während sonst der 3er Kontakt der ausschlaggebende ist. Der 2er Kontakt spielt nur eine Nebenrolle bei der normalen Wendung, und bei der anomalen kommt er nie in Betracht. Daß bei den gewöhnlichen Fällen die kathodische Auflösung vorherrscht, ist aber nicht allein dem Knospendruck zuzuschreiben. Die Drehung wird stets durch das Wachstumsverhältnis der Achsengewebe bedingt (vgl. S. 73 ff.).

§ 8. Auflösungsvorgänge bei anderen Blütenstellungen.

Obwohl der Orientierungsvorgang jeder einzelnen Blüte immer derselbe ist, so ist doch die Wirksamkeit der Kontaktzeilen, die Wendungsrichtung der Knospen, sowie auch die Drehbarkeit der Achse je nach den gegebenen Blütenstellungen verschieden. Im erwachsenen Zustand sieht die Blütenreihe daher auch verschieden aus, und kleinere Unregelmäßigkeiten der Stellung fallen nach dem Aufblühen häufig sehr deutlich ins Auge. Die Auflösungsmechanismen selbst werden auch erst nach Vergleichung der normalen Stellung mit anderen verständlich, weil dabei verschiedene Kombinationen der betreffenden Faktoren vorkommen. Wir wollen im folgenden alle die beobachteten Fälle näher behandeln.

a) Der Kontakt 3 und 5.

Bei den jüngeren Ähren mit dieser Stellung sieht man deutlich

fünf 5^{er} Zeilen und acht 8^{er} Zeilen, welch letztere begreiflicherweise einen Überschichtungskontakt darstellen (Fig. 14, Taf. III). Die drei 3^{er} Zeilen, deren Knospen mit einer Divergenz von je $105° \, {}^{5}/_{17}$ anodisch aufsteigen, sind bei der Oberflächenansicht nicht bemerkbar. Die 5^{er} Knospen sind hier, trotz der größeren Divergenz von je $63° \, {}^{9}/_{17}$, mit nur kleinem Höhenunterschied enger aneinander gestellt als die 8^{er}, deren Knospen in einem Winkel von $42° \, {}^{6}/_{17}$ über einander stehen. Sofern ich bisher beobachtet habe, waren die 5^{er} Zeilen stets die wirksamsten. Die Knospen gleiten nämlich in diesem Fall erst an der 5^{er} oberen anodisch entlang; dann gleiten sie über den Rücken der 8^{er} oberen in derselben Richtung weiter, drücken bei Streckung der darüber befindlichen Achse schwach die 3^{er} obere akropetal, gleiten hinüber, und erreichen endlich ihre Ruhelage[1]

b) Der Kontakt 3 und 4.

Bei den jüngeren Ähren in dieser Stellung fallen die sieben 7^{er} Zeilen deutlich ins Auge, während die echten Kontaktzeilen, vier 4^{er} und drei 3^{er}, weniger bemerklich sind. Die Knospen in den 7^{er} Zeilen stehen hier mit einer Divergenz von nur $14° \, {}^{2}/_{5}$, der Bauch der einen ungefähr den Rücken der anderen berührend, dicht beisammen, während die 4^{er} und 3^{er} Zeilen mit einer Divergenz von $43° \, {}^{1}/_{5}$ resp. $57° \, {}^{3}/_{5}$ anodisch resp. kathodisch aufsteigen (Fig. 24 A, Taf. IV.).

Bei der Wendungsbewegung wird die 7^{er} Zeile, wegen der Kleinheit der Divergenz, kaum wirksam, oder jede Knospe wird schon vor der nastischen Krümmung von der nächst niederen 4^{er} oberen kathodisch gedrückt, so daß bald vier 4^{er} Zeilen sichtbar werden (Fig. 24 B. Taf. IV). Die Knospe stößt dann die nahe stehende 3^{er} obere unmittelbar in dieselbe Richtung, so daß beim fertigen Zustand eine dicht zusammengesetzte Spirale die Folge ist (siehe die oberen Teile der Ähren in Fig. 18, 19 a, 20 d und 29, Taf. IV). Weil bei dieser Stellung die anodische Wirkung der 7^{er}

1) Es ist natürlich nicht unmöglich, daß sich die Knospen kathodisch wenden, falls ein wirksamer 8^{er} Kontakt entstehen sollte.

oberen infolge der kleinen Divergenz nie die kathodische Wirkung der 4er oberen überwinden kann, so wird eine anodische Wendung oder eine nur Spur derselben niemals beobachtet.

c) Der Kontakt 3 und 3.

Weil hier die Koordinationszeilen gleich schief geneigt sind und sechs 6er Zeilen die Orthostichen darstellen, so befinden sich hier die seitlichen Druckwirkungen von rechts und links, sei es akrofugal oder akropetal, im Gleichgewichtszustand. Die Knospen bleiben infolgedessen länger in den ursprünglichen orthostichen Linien stehen. Selbst nach der nastischen Krümmung, wobei der 6er Überschichtungskontakt meist schon erloschen ist und kaum als Hinderungskörper wirkt, bleibt die Knospe in der unmittelbar darüber befindlichen Lücke sistiert (Fig. 19 d, Taf. IV). Erst nach der Befreiung vom nächstoberen Quirl kniekt sie die Achse entlang (Fig. 19 c u. d). Ist dabei die Achsenstreckung nicht lebhaft, so blühen sie in der Medianstelle gezwungen auf (Fig. 19 b). Die Wendungsrichtung kann also, falls die Knospen in reinen dreizähligen alternierenden Quirlen angeordnet sind, beliebig sein. Die drei Knospen in jedem einzelnen Quirl sind aber in den weitaus meisten Fällen gleichsinnigwendig; denn erstens veranlaßt das Vorrücken einer Knospe vermittelst ihres Spitzendruckes die unmittelbar zusammenstehenden Genossen sich sukzessiv in dieselbe Richtung zu wenden, und zweitens verursacht das durch die Knospenwendung herbeigeführte schiefe Wachstum eines der drei Polster auch das unmittelbar daneben befindliche Polster in gleicher Weise schief zu wachsen (vgl. S. 84).

Der echte Quirl kommt aber bei *Spiranthes*, wie schon erwähnt, nur selten vor; er ist schwach rechts- oder linksläufig und dabei kann ein Glied bald höher, bald niedriger stehen als die übrigen. Und da ein etwaiger Höhenunterschied der Polster, infolge mutuellen Wachstumsverhältnisses in den gesamten Stammgeweben, leicht eine kathodische Drehung herbeiführen kann (vgl. S. 84), so ist der Quirl in der Regel bei den rechtsläufigen rechtswendig und bei den linksläufigen linkswendig. Diese Tendenz ist umso sicherer,

je stärker das Polstergewebe ausgebildet und je größer der Höhenunterschied der Knospen ist. So ist z. B. bei der in Fig. 19 d, Taf IV. gegebenen Ähre der erste Quirl (I) nur eine zergliederte rechtsläufige Spirale, der zweite (II) schwach linksläufig und linkswendig, und der dritte (III) wieder rechtsläufig und rechtswendig. Wenn aber zwei Knospen eines Quirls gleich hoch stehen, während die dritte entweder ziemlich hoch oder ziemlich niedrig steht, so können sich die beiden erst erwähnten Knospen unabhängig von der letzteren nach auswärts wenden (Fig 19 c I, Taf. IV).

Außerdem können auch die akrofugalen und akropetalen Wirkungen in Kraft treten, falls der Knospenkontakt nicht vorher erlischt. Wenn nämlich die Knospen eines Quirls infolge ihrer Knickung schon das Bestreben haben, sich nach einer bestimmten Richtung zu wenden, so werden sie leicht veranlaßt, sich in diejenige Richtung zu wenden, in die der veranlassende Quirl sich zu wenden schon begonnen hat. Diese Wirkung wird also von einem schiefen Quirl auf einen echten in starker Weise ausgeübt. Folgende Beispiele zeigen dies.

Tabelle VI.

Nummer der Ähren	Nummer der Quirle	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
Fig. 19 c,	Richtung der Spirale	R	L	R	R	L	L	L′	L	R	R	R	R	L	L	L
Taf. IV.	Wendungsrichtung der Blüten	l r r	r	r	l	l	l	l	l	r	r	r	r	r	r	r
Fig. 20 b,	Richtung der Spirale	R	R	L	L	L′	L′									
Taf. IV.	Wendungsrichtung der Blüten	l	l	l	r	l	l									

(L′ = annähernd echter Quirl.)

Es ist hier deutlich zu sehen, daß die Wendungsrichtung des Quirls II der ersten Ähre, trotzdem er stark linksläufig ist, vom Quirl III bestimmt wurde, während der Quirl I ganz indifferent war, daß ferner Quirl V eine gleich akrofugale Wirkung auf Quirl IV

ausübte, und daß schließlich der Quirl VII, trotzdem er ein beinahe echter Quirl war, durch die Wirkung vom Quirl VIII sowie vielleicht auch durch diejenige vom Quirl VI in seiner Wendungsbewegung beeinflußt zu werden schien. Bei den Quirlen XIII–XV ist aber nicht deutlich ersichtlich, ob die Richtung durch die akropetale Wirkung vom Quirl XII bestimmt wurde, oder ob sie ganz zufälliger Natur war, wie beim Quirl IV der zweiten Ähre. Bei den Quirlen I und II der letzten Ähre ist die akropetale Wirkung der unteren Knospen (Nr. 10–18), deren Richtung in gleicher Weise anodisch ist, deutlich zu sehen.

Nach all' diesem kann man behaupten, daß je flacher der Quirl ist, um so unbestimmter auch die Wendungsrichtung wird, und daß diese dann auch leichter von dem nächst oberen oder unteren Quirl beeinflußt wird. Weiteres siehe S. 84 ff.

d) Der Kontakt 2 und 2.

Bei der dekussierten Stellung befinden sich die Knospen in den orthostichen Linien in engerer Berührung miteinander, weil die Knospen der sukzessiven Quirle mit einer Divergenz von je 90° von einander entfernt sind, während die des zweiten Quirls unmittelbar darüber stehen (Fig. 22, Taf. IV). Ist also die Streckung der Achse nicht größer als die der spindelförmigen Knospen, so wirkt die obere Knospe unmittelbar als Hinderungskörper auf die des zweitunteren Quirls, so daß die letztere nach rechts oder links gleitet. Nach der Gleitung drückt sie nun eine Knospe des nächst oberen Quirls seitlich in dieselbe Richtung. Die akrofugale Wirkung verhält sich also mit Bezug auf die Wendungsrichtung erst neutral, während die akropetale Wirkung stets einen bestimmten Einfluß ausübt.

Ist aber ein Höhen- und ein Divergenzunterschied vorhanden, was bei *Spiranthes* gewöhnlich der Fall ist, so werden die Knospen leicht nach derjenigen Richtung verschoben, die die kleine Divergenz verkleinert. In der Tat ist es also nicht leicht zu sagen, welcher Faktor dabei die Hauptrolle mit Bezug auf die Wendung spielt. Näheres vergleiche S. 84 ff.

§ 9. Die Wendungsrichtung der Knospen an den Übergangsstellen.

a) Der Übergang des Kontaktes 3 und 5 in den 3 und 4.

Bei diesem Übergang wird die Grundspirale umgewendet. Die Wendungsrichtung der Blüten ist aber bei dem Kontakt 3 und 5 anodisch und bei dem 3 und 4 kathodisch, so daß die Richtung die beiden Stellungen hindurch dieselbe ist. Die zweireihig ansteigenden Spiralen vereinigen sich aber bald zu einer einzigen, indem die eine unmittelbar schräg nach oben ansteigt (Nr. 17, 19, 21, 22, 23, usw. in Fig. 17, Taf. IV. und in Textflg. S. 35), und die andere in ihr verschwindet. (Nr. 16, 18, 20 in Fig. 17 und in Textfig. 2. Vgl. auch Nr. 12, 14, 16, 17, 18 usw. resp. 11, 13, 15 in Fig. 27 b, Taf. IV, und S. 34).

b) Der Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 4.

Bei diesem Falle wird nicht nur die Spiralenrichtung, sondern auch die Wendungsrichtung umgewendet, weil in beiden Stellungen die Knospen in gleicher Weise kathodisch verschoben sind. Es kommt mithin ein Wendungsübergang zustande. Die Umwendungsstelle ist aber nicht konstant. Wie wir schon gesehen haben, kann die Wendungsrichtung bei der normalen Stellung (Kontakt 2 u. 3) je nach dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein des 5er Spitzenkontaktes entweder anodisch oder kathodisch sein, während sie bei der neuen Stellung stets kathodisch ist, und die Steighöhe der Knospen an der genannten Übergangsstelle allmählich abnimmt (vgl. S. 36). Es ist also verständlich, daß bei der Stellung des 2er und 3er Kontaktes vor dem Übergang in die neue Stellung der 5er Kontakt leichter entstehen kann als bei den normalen Fällen. Ferner kann die akrofugale Wirkung der 4er Zeilen, die nahe der Übergangsstelle immer einen stärkeren anodischen Einfluß auf die alte Stellung ausübt, von Wichtigkeit sein. In den meisten Fällen werden mithin einige Blüten schon an der ursprünglichen Spirale anodisch gewendet. Ihre Anzahl ist aber je nach der Übergangsform verschieden und

schwankt meist von 5–15, und unter ihnen einige ungewendete Blüten. Siehe Fig. 19 a. und 20 d, Taf. IV. Nur bei einem Falle, wo die Stellung infolge des Dédoublements plötzlich in eine andere übergegangen war, konnte man keine solche ungewendete Blüten beobachten (Fig. 29, Taf. IV).

c) Der Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 3.

In diesem Fall wird die Spirale an der Übergangsstelle allmählich flacher und zergliedert sich in je drei und drei Knospen. Da aber die 3^{er} und 3^{r} Stellung in sich selbst nicht ganz konstant ist, so ist auch die Übergangsstelle meist ziemlich undeutlich. Es ist daher auch eine konstante Wendungsrichtung nicht zu erwarten. Sie kann sich wie beim Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 4 entweder schon früh verändern (Fig. 20 b, und die unteren Teile in Fig. 18 und 24, Taf. IV), oder auch ganz unverändert bleiben (Fig. 19 d, Taf. IV). Das spiralige Aussehen ist daher je nach der Ähre ziemlich verschieden.

d) Der Übergang des Kontaktes 3 und 3 in den 3 und 4.

Bei diesem Übergang, den ich bisher nur an einem Exemplar (Fig. 24 u. 18, Taf. IV) beobachtet habe, sind die anfangs schwach linksläufigen Quirle vom VI an rechtsläufig, und gehen dann allmählich in die neue Stellung über (vgl. S. 37). Die Blüten sind bis zum Quirl V meist linkswendig wie die Quirle selbst; einige Knospen darunter sind aber rechtswendig (III) oder ungewendet (II und 9). Vom Quirl VI an sind sie aber rechtswendig wie die der neuen Stellung, und die akrofugale Wirkung der vier 4^{er} Zeilen ist deutlich zu sehen (um Nr. 21 in Fig. 24).

B. Drehung der Achse.

Weil die Knospen zu Anfang der Streckungsperiode leicht gleitbare Körper sind, so kommt ihre mechanische Verschiebung durch gegenseitigen Druck hauptsächlich durch die Neigungsän-

derung der Knospen, die wir als erste anodische und zweite kathodische Verschiebung bezeichnet haben, zum Ausdruck. Mit der nastischen Knickung wenden sich nun aber die Knospen unter den obwaltenden Kontaktverhältnissen mit eigener Kraft nach derjenigen Richtung, welche mit den wirksamen höchsten Kontaktzeilen —seien es die ursprünglichen oder die sekundär entstandenen— antidrom ist. Die Verschiebung und Wendung lassen sich allerdings nicht scharf von einander unterscheiden, weil die Knickung nur allmählich vor sich geht. Bei den meisten Fällen geht die ursprünglich gegebene Neigung ohne weitere Verchiebung in die kathodische Wendung über. Bisweilen werden aber die Knospen unmittelbar nach der ersten Verschiebung anodisch gewendet, oder sie kehren infolge einer zweiten Verschiebung wieder in die ursprüngliche Neigung zurück. Jedenfalls wird die Wendungsrichtung erst nach der Rückenknickung völlig entschieden. Weitere Schwingungen, wie sie sich bei der einfachen Verschiebung erwarten lassen, kommen hier natürlich nicht vor. Die Ähre dreht sich dann immer nach derselben Richtung weiter fort, und damit erlischt auch der Knospenkontakt gänzlich. Eine lebhafte Torsion der Achse findet erst in der großen Periode des Wachsens statt.

Die Drehung der *Spiranthes*-Ähre ist somit nicht eine einfach durch Knospendruck verursachte passive Torsion. Die Druckverhältnisse der Knospen können hier natürlich die Achse zu einer Drehungsrichtung veranlassen, sowie ein Drehungsmoment liefern; sie bedingen aber die Torsion nicht ausschließlich. Die weitere Drehung, deren Größe je nach der Ähre sehr verschieden ausfällt, steht mit ihnen in keinem unmittelbaren Zusammenhang. Wir müßen also den wahren Grund der Torsion in den Achsengeweben selbst suchen. Warum ist nun aber die Infloreszenzachse allein, nicht aber der Blütenstengel gedreht, und wodurch wird die Torsionsgröße bestimmt? Das zu beantworten bedarf noch weiterer Untersuchung. Wir wollen nun aber zunächst die Drehungsvorgänge verschiedener Ähren etwas näher beobachten.

§ 1. Drehungsvorgänge der Ähren verschiedener Stellungen.

Bei der kathodischen Drehung der normalen Ähre werden nach der Wendung der Knospen die drei 3^{er} Zeilen einstweilig orthostich, und dann antidrom (Fig. 3 d, Taf. III). Schreitet die Knospenentwicklung schneller fort, so fallen diese drei 3^{er} Zeilen als gerade laufende Linien deutlich ins Auge(Fig. 7 b u. c, Taf. III; Fig. 34, Taf. V), geht sie aber langsam vor sich, so sind sie weniger auffallend. Inzwischen erlischt die Berührung der 3^{er} und dann die der 2^{er} Knospen, und sie kommen in unmittelbare Berührung mit der Mutterachse. Nach weiterer Drehung wird dann die Grundspirale immer deutlicher, und bei der dicht zusammengesetzten Ähre werden die Knospen dieser 1^{er} Zeile in engere Berührung miteinander gebracht (Fig. 39 a, Taf. V).

Schon vor dem Aufblühen aber werden die Streckung und Drehung der Achse eingestellt, und die Spirale bildet meist mit 5–15 Blüten einen Spiralenumlauf. Es gibt aber häufig Spiralen, die sich bis zu einer gerade aufsteigenden Linie auflösen oder sogar darüber hinausgehen und antidrom werden (Fig. 37a u. 39 a, Taf. V). Nicht selten kommen auch Spiralen vor, die sich kaum mehr als 1/3–1/4 auflösen (Fig. 7a, Taf. III; Fig. 42, Taf. V).

Im Allgemeinen läuft die Spirale bei den schlanken Ähren steiler als bei den dickeren. Selbst in einer und derselben Ähre ist der Grad je nach der Höhe verschieden. Die Spirale steigt am unteren Teil der Ähre meist allmählich, dann aber immer steiler, und nach der Spitze zu meistens wieder langsam auf (Fig. 37 u. 39, Taf. V).

Im Allgemeinen lösen sich die Ähren, deren Verschiebungs- und Wendungsvorgänge schneller fortschreiten, bei weiterer Entwicklung stark auf, wie dies bei den meisten schlanken Ähren gewöhnlich der Fall ist; und umgekehrt. Derartige Erscheinungen können aber auch je nach den Ähren ziemlich verschieden sein. Fig. 7, Taf. III stellt einige Beispiele dar. Bei a und d sind die jüngeren Teile der Ähren noch nicht sehr entwickelt, die Blütenspirale ist aber bei a am mittleren Teil etwa nur 1/4 aufgelöst, während sie bei d ganz gerade geworden ist. Bei b und c sind

die drei 3er Zeilen am oberen Teil der Ähre annähernd gerade geworden, die Blütenspirale hat sich aber bei der ersteren nicht weiter gedreht, während sie bei der letzteren annähernd gerade geworden ist. Bei e und f haben sich die oberen Teile in gleicher Weise aufgelöst, während die Blütenspirale von e weniger gedreht ist als die von d, e und f. Bei der jüngeren Ähre ist es also ganz unmöglich, den weiteren Drehungsgrad vorauszubestimmen. Derselbe hängt natürlich nicht ausschließlich von der Dicke der Achse ab, sondern verschiedene Kombinationen von erblichen Eigenschaften scheinen auch dabei eine wichtige Rolle zu spielen. Denn bei den Schwesterähren mit annähernd derselben Anzahl von Blüten—was auch auf eine Ähnlichkeit der Ernährungszustände schließen läßt—sind nicht nur die Form und Färbung der Blüten, sondern auch alle Auflösungsvorgänge nahezu dieselben. In der freien Natur kommen aber solche nur selten vor, weil sich im Allgemeinen die oberste Achselknospe am stärksten entwickelt.

Bei den anodisch gewendeten Ähren erlischt die Berührung der 5er Zeilen schon früher, während die der 3er Zeilen ziemlich lange beibehalten wird. Sie werden aber immer schräger, wogegen die 2er Zeilen immer steiler werden, bis sie sich endlich in annähernd gerade zweireihige Spiralen auflösen (Fig. 27 a, Taf. IV; Fig. 31, 32 b u. c und 33, Taf. V). Beim Kontakt 3 und 5 ist das Aussehen ganz ähnlich (Fig. 17 u. 27 b, Taf. IV).

Beim Kontakt 3 und 4 werden die vier 4er Zeilen meist schon früher sichtbar, während die drei 3er Zeilen wegen der schräg-dorsiventralen Berührung, wie bei den 2er Zeilen der normalen Ähre, nicht sichtbar sind. Im ausgewachsenen Zustand ist die Spirale etwa der der normalen ähnlich, weil sie sich gleicherweise kathodisch gedreht hat. Die fertige Spirale ist aber meistens steil, und ihre Blüten sind dicht zusammengedrängt (Fig. 17, 18, 19a, 20d u. 29, Taf. IV), weil die Divergenz hier erheblich kleiner ist als bei der normalen Ähre (100° 48′ versus 138° 28′).

Bei den Ähren mit quirlständigen Blüten bietet die Achsendrehung nichts bemerkenswertes (vgl. unten), und da sich die Achse bald nach rechts, bald nach links dreht, so kommt das spiralige Aussehen niemals vor (Fig. 19 b–d, 20 b u. 22, Taf. V).

§ 2. Arrangement und Massenverhältnis der Achsengewebe und die Torsionsgröße der Achse.

Daß die Torsion mit der Streckung der Achse parallel geht, unterliegt keinem Zweifel (Fig. 47, Taf. VI). Verzögert die Ähre infolge irgend eines Hindernisses stark ihre Streckung, so löst sie sich auch kaum mehr als 1/3 auf, und die Blüten bieten meistens einen zusammengedrängten und zusammengeschrumpften Anblick dar, wie z. B. bei entwurzelten und ins Wasser gestellten Ähren. Die bloße Längenzunahme ist aber kein ausschließlicher Maßstab der Torsionsgröße. Denn selbst bei stark gestreckten Ähren kann die Torsionsgröße kleiner ausfallen (Fig. 5, 8b, 9b, 10 u. 15, Taf. III), und umgekehrt kann sie bei dicht zusammengedrängten Ähren doch sehr stark sein (Fig. 39, Taf. V). Selbst bei einer und derselben Ähre fällt die Torsionsgröße im Allgemeinen am unteren Teil der Ähre kleiner aus als am oberen, trotzdem sich die Länge der Internodien nach oben allmählich verkürzt. (Fig. 36, Taf. V).

Es ist klar, daß die Torsionsgröße und der Radius der Achse im umgekehrten Verhältnis stehen. Sie nimmt nach dem oberen schlankeren Teil der Achse immer mehr zu. Die bloße Dicke ist aber nicht das ausschließlich Bestimmende der Torsionsgröße, denn es gibt häufig Ähren, die mit schlanken und längeren Internodien doch nur wenig gedreht sind (Fig. 10, Taf. III; Fig. 27 d, Taf. IV). Das Streckungsverhältnis der äußeren und inneren Zellschichten muß demnach je nach den Ähren und deren Teilen sehr verschieden sein.

Führt man nun auf verschiedenen Niveaux der Achse Querschnitte aus, so bemerkt man deutlich, daß das Arealverhältnis des Polsters und des Zentralzylinders mit der Torsionsgröße ziemlich parallel geht. Bei der schwach gedrehten Ähre ist nämlich entweder der Zentralzylinder relativ dicker oder das Polstergewebe ist nicht stark entwickelt (Fig. 32, Taf. II; Fig. 7a u. b, Taf. III), während bei der stark gedrehten Ähre das Polster sich viel stärker entwickelt oder das Zylindergewebe relativ kleiner ist (Fig. 33, Taf. II; Fig. 7 c–f, Taf. III). Bei den Ähren mit geraden Spiralen ist das Verhältnis $\frac{\text{Polster}}{\text{Zylinder}}$ meist um 1 schwankend.

Das absolute Querschnittsareal des Zylinders sowie des Polsters in einer und derselben Ähre nimmt natürlich mit der Höhe allmählich ab, und zwar verkleinert sich der Zylinder viel schneller als das Polster. Daß im Allgemeinen die Steilheit der Spirale, trotzdem die Länge der Internodien nach oben immer kürzer wird, zunimmt, ist also hauptsächlich der Zunahme des nämlichen Verhältnisses $\frac{\text{Polster}}{\text{Zylinder}}$ zuzuschreiben.[1] Nach unten hingegen nimmt die Zylinderdicke immer zu, während das Polster unterhalb einiger Internodien endlich im Blütenstengel um den Zylinder herum eine dünnere assimilatorische Rindenschicht darstellt (Fig. 35, Taf. II). Bei den untersten ein oder zwei Blüten fällt mithin der Auflösungsgrad meist viel kleiner aus, und auch das Orientierungsvermögen ist meist schwach (Fig. 10, Taf. III; Fig. 27 b, Taf. IV; Fig. 32, Taf. V). Wenn sich kein starkes Polster bildet, so tritt auch keine merkliche Torsion ein, selbst wenn die Streckung der Achse deutlich zu sehen ist (Fig. 6, Taf. III; Fig. 27 d, Taf. IV).

Es gilt also wohl als sicher, daß die Drehung der *Spiranthes*-Achse nicht durch die allmähliche Wachstumsdifferenz der inneren und äußeren Zellschichten, sondern dadurch, daß das Polstergewebe im Gegensatz zum Zentralzylinder übermäßig schnell wächst, verursacht wird. Es ist ja das schiefe Wachstum des Polsters, dessen tangentialer Komponent den Zylinder veranlaßt, sich passiv zu drehen. Diese beiden Gewebe stehen im Wachstumskontrast und durch deren gegenseitige Wirkungen kommt die Torsion zustande.

Beim wahren Anfang der Ährenstreckung wachsen diese Gewebe allerdings ganz gleichmäßig, und daher ist noch keine Drehung zu sehen. Um die Orientierungsphase der Knospen wird nun aber das Wachstum des Polsters sehr lebhaft ganz wie das der zugehörigen Knospe selbst, als ob ein Teil des Orientierungsorgans der Blüte als Polster mit der Achse verwachsen wäre. Der Wachstumskontrast wird damit immer größer, so daß der

1) Die Steilheit der Spirale dem bloßen Aussehen nach bietet natürlich kein wahres Bild für die Auflösungsgröße, weil sie durch die Länge der Internodien stark modifiziert wird, wie es bei den Ähren mit unregelmäßigen Stellungen stets der Fall ist. Bei den kürzeren Internodien ist die Steilheit viel kleiner als bei den längeren (Fig. 17 u. 27 b, Taf. IV).

Achsenzylinder sich notwendigerweise drehen muß. Daß bei Ähren mit schwach orientierbaren Knospen die Torsionsgröße der Achse trotz lebhafter Streckung stets kleiner ausfällt, beweist die Richtigkeit des oben gesagten.

Wenn das Zylindergewebe stark verdickt ist, so wird die Torsionsresistenz gegen das Polstergewebe auch entsprechend vergrößert, weil die Resistenz gegen das bei der passiven Torsion zutage tretende plastische Wachstum der inneren und äußeren Zellschichten des Zylinders mit Vergrößerung des Radius entsprechend vergrößert wird. Bei den Ähren mit einem dickeren Zylinder wird daher die Torsionsgröße stark verhindert, und das Polster zeigt infolge der Streckungsverhinderung häufig deutliche Querfaltungen. (Fig. 11 c', Taf. III; Fig. 27 b, Taf. IV; Fig. 32 c, Taf. V). Ist hingegen das Zylindergewebe sehr schlank, so kann es weder als Stütze noch als Hindernis dienen, d. h. der Streckungsantagonismus verschwindet mehr oder minder, weil der Zylinder bei der Streckung des Polsters leicht plastisch gedehnt wird. Die Torsionsgröße fällt also auch dementsprechend klein aus. Derartigen Beispielen begegnet man stets bei den quirlständigen Ähren.

Bei der Ähre mit alternierenden dreizähligen Quirlen ist der obere Teil jedes Internodiums mit drei stark verdickten Polstern versehen (Fig. 34, Taf. II). Ihre Dicke nimmt aber nach unten allmählich ab, bis sie endlich unmittelbar oberhalb der Insertionsstelle des nächst unteren Quirls eine dünnere Rindenschicht darstellen (Fig. 34', Taf. II). Sie können dabei sogar so schlank sein, daß der darüber befindliche Teil der Ähre sich nicht mehr aufrecht halten kann (Fig. 19 c, Taf. IV). Die Torsionsgröße jedes einzelnen Internodiums wird bei ihnen höchstens auf nur 30° bis 60° beschränkt, weil sich unten kein besonderes, dynamisches Gewebe ausbildet, und weil oben trotz mächtiger Entwicklung der Polster, der Zylinder leicht von derselben plastisch ausgedehnt wird. Bei der dekussierten Stellung ist das Verhältnis ähnlich (Fig. 19 d u. 22, Taf. IV).

Eine starke Torsion kommt somit nur bei denjenigen Fällen zustande, bei denen sich das Polster stark einseitig ausgebildet hat, und bei denen infolgedessen der Wachstumsantagonismus gut be-

wahrt wird, wie es bei den schlanken Ähren mit Spiralstellungen gewöhnlich der Fall ist (Fig. 33 versus 32, Taf. II).

§ 3. Das Verhalten der Ähre, deren Spitzenrotation verhindert wird.

Da jedes Internodium den darüber befindlichen Teil der Achse trägt, so wird bei ihrer Drehung der Ährengipfel stets mitgedreht, so daß der gesamte Rotationswinkel der Spitze, besonders bei den Ähren mit zahlreichen Blüten, einen sehr großen Grad erreicht. So beträgt er z. B. bei der Ähre Fig. 37 a, Taf. VI insgesamt annähernd 7260° (mehr als 20 Umläufe),[1] obwohl der des einzelnen Internodiums je nach der Ährenhöhe ziemlich verschieden ist.

Wie würde sich nun die Ähre verhalten, falls man sie so wachsen ließe, daß die Achse sich frei strecken könnte, die Spitzenrotation aber gänzlich verhindert würde?

Um das festzustellen bediente ich mich eines Paares dünner Holzbrettchen, die vermittelst Gypses an den beiden Seiten der Ährenspitze befestigt wurden. Diese Brettchen wurden dann vermittelst rechts und links an ihnen befestigten dünnen Fäden senkrecht an ein darüber befindliches horizontales Glasröhrchen gehängt. Am anderen Ende der Fäden, die über dem Glasröhrchen hinunterhingen, wurden dann Bleigewichte von je 9.2 gr angebracht, so daß die tordierende Kraft der Achse durch die auf beiden Seiten einwirkenden Hebelmomente leicht verhindert wurde.

Unter diesen Umständen streckte sich die Achse sehr lang, weil sie infolge der Gewichte in die Höhe gezogen wurde. Eine Rotation kam aber nicht zustande, d. h. die Brettchen befanden sich stets parallel mit dem Glasröhrchen. Trotzdem drehte sich der untere Teil der Achse anfangs ganz normalerweise und veranlaßte damit den oberen, jüngeren Teil der Achse, der noch schlank und

1) Die Blütenspirale läuft hier erst mit der Grundspirale homodrom, dann etwa gerade, weiterhin antidrom, und zuletzt wieder annähernd gerade, so daß sie insgesamt etwa 60° antidrom gedreht erscheint. Hieraus folgt: 52 (Zahl der Blüten) $\times \frac{5}{13} \times 360° + 60° = 7260°$.

weich war, sich notwendigerweise passiv antidrom zu drehen. Mit der weiteren Drehung des unteren Teils schritt auch die antidrome Torsion allmählich nach unten fort, und damit wurde die Knospenneigung und -anordnung allmählich verändert, weil die Polster infolge der antidromen Drehung der Achse sich passiv neigten, und weil auch die Knospen vermittelst der Deckblätter in dieselbe Richtung gerückt wurden. Die fünf 5^{er} Zeilen, die anfänglich steil antidrom aufgestiegen, wurden nun über die orthostichen Linien hinaus homodrom wie die 3^{er} Zeilen, und auch die Knospen wandten sich anodisch über den Rücken der 5^{er} oberen.

Die Wendungsrichtung der Blüten wird dadurch, falls die Achse mäßig lang ist, im mittleren Teil der Ähre einmal verändert (Fig. 41 a, Taf. V). Die Höhe des Wendepunktes ist aber je nach der Drehbarkeit des unteren Teils und der Festigkeit des oberen Teils verschieden. Wird die ursprüngliche Drehung kräftig ausgeführt, so kommt auch der Wendepunkt ziemlich weit nach unten. Ist aber die Drehungskraft schwächer oder die Festigkeit des oberen Teils verhältnismäßig stärker, so befindet sich der Punkt ziemlich weit oben oder ein Wendepunkt kommt überhaupt nicht zustande, wobei dann auch die Achsendrehung aufhört (Fig. 41 c, Taf. V). Der Wendepunkt läßt sich also nicht voraus bestimmen. Nach der antidromen Drehung dreht sich nun der noch darüber befindliche Teil der Achse unter Umständen wiederum passiv homodrom, usw., so daß sich häufig zwei oder noch mehr Wendepunkte beobachten lassen, und die Drehungsrichtung wird ganz unregelmäßig (Fig. 41 b u. d), wie die folgende Tabelle veranschaulicht.

Tabelle VII.

Nummer der Blüten / Lage der Ähre.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25 usf.
Fig. 41 b, Taf. V.	l	l	l	l	l	l	l	l	l	m	r	r	r	l	l	m	r	r	r	m	m	l	l	l	unbestimmt
„ d „	l	l	l	l	l	r	l	r	l	r	r	l	l												

Der über den Brettchen befindliche Teil der Ähre verhielt sich natürlich ganz normal (Fig. 41 c u. d, Taf. V).

§ 4. Drehungsrichtung der Achse, deren Knospen vorher abgeschnitten wurden oder deren Knospen sich nicht im Kontakt befinden.

Zu Anfang der Streckung ist das Wachstum der beiden Gewebearten der Achse ganz gleichmäßig, und daher kommt keine Torsion zustande. Erst mit der nastischen Krümmung der Knospen nimmt das Wachstum des zugehörigen Polsters schnell zu, und die Torsion hält damit Schritt. Da aber dabei die Wendungsrichtung der Knospen durch die obwaltenden Druckverhältnisse schon bestimmt ist, so dreht sich auch die Achse in der nämlichen Richtung weiter fort, und es entsteht eine zierliche Spirale.

Ob aber die Torsionsrichtung ausschließlich durch die Knospenwendung sekundär bestimmt wird, oder ob sie schon vorher festgelegt worden war, erfordert weitere Betrachtung. Denn wir haben schon bei den schwachspiraligen dreizähligen Quirlen, trotzdem bei ihnen die Verschiebungswirkung der oberen und unteren Quirle etwa neutral oder ganz entgegengesetzt ist, gesehen, daß die Drehungsrichtung der Achse meist kathodisch ausfällt. (Quirle II u. III in Fig. 19 d, Taf. IV. Vgl. auch S. 70). Es ist also noch näher zu untersuchen, was aus der Drehungsrichtung werden würde, falls man die Knospen schon vorher abschnitte und ihren mechanischen Einfluß außer Wirkung setzte.

Schneidet man bei einer etwa $^1/_3$ aufgelösten Ähre sämtliche Knospen am mittleren Teil der Achse ab, so setzt sich die Drehung doch nur wenig geschwächt fort (Fig. 36, Taf. V). Selbst wenn man die Ähre noch früher ähnlich behandelt, so schreitet die Drehung doch, sofern nur die Streckung gestattet ist, in der normalen antidromen Richtung mehr oder minder fort. Natürlich ist dabei durchaus notwendig, einige obere Knospen unverletzt zu lassen, denn sonst würde die Achse sich kaum noch strecken. Je früher und je vollständiger die Knospen abgeschnitten werden,

um so kleiner wird auch der Auflösungsgrad. Bei den in Fig. 36 angegebenen drei Ähren sind die Auflösungsgrößen sukzessiver Internodien im Bruch des Umfangs folgendermaßen.

Tabelle VIII.

Nummer der Ähren \ Regionen in den Ähren	A—A'	B	B'	C
a	1/3—1/4	1/6	1/7	1/11
b	1/4—1/6	1/6	1/4	1/7
c	1/4—1/7	1/3	1/5	1/9

Ausnahmsweise kommen auch Ähren vor, deren Knospen zur Zeit der Verschiebung keine Dorsinastie aufweisen, die sich aber stark gastronastisch auswärts krümmen. Es streckt sich nämlich bei solchen Ähren zuerst stark die obere ventrale Seite des Fruchtkörpers; derselbe streckt sich bisweilen so, daß seine dorsale Seite, wo nachher eine starke dorsinastische Krümmung zutage treten soll, mit einer tiefen Faltung passiv gedrückt erscheint, wie die nebenstehende Figur 11 veranschaulicht. Da aber das Deckblatt stets der Krümmung entgegenwirkt, so kann die Außenwendung bei der dickeren Achse nicht über 40°–60° hinausgehen (Fig. 16a, b u. c, Taf. III). Bei der schlanken Ähre aber geht sie sogar bis auf 90° (die unterste Knospe in Fig. 16d).

Fig. 11
Eine gastronastisch gekrümmte Knospe. Das Deckblatt entlassen.

Trotz solcher Außenwendung dreht sich die Achse bei der Streckung annähernd bis zu 1/3 antidrom. Inzwischen werden nun die Knospen auch stark dorsinastisch und unter lebhafter Streckung der Tragachse wenden sie sich in die nämliche kathodische Richtung und bilden stets eine ziemlich steile Spirale.

Diese anomale Eigenschaft der Knospen scheint erblich zu sein, weil die Schwesterähren sich stets ähnlich verhalten. (Siehe z. B. Fig. 16c u. d).

§ 5. Eigene Torsionsrichtung der Achse.

Aus dem eben besprochenen ersieht man deutlich den Umstand, daß die Infloreszenzachse, selbst wenn die Knospenverschiebung außer Wirkung gelassen oder der Kontakt schon früher erloschen ist, sich stets kathodisch dreht. Es ist aber damit noch nicht entschieden, ob die Achse schon von Anfang an dieselbe Tendenz besitzt oder nicht, weil die Polster, zumal bei den schlanken Achsen, infolge des gegenseitigen Wachstumsdruckes der Knospenanlagen—die 2er und 3er unten—schon von Anfang an eine kathodische Neigung angenommen haben (vgl. S. 30; Fig. 25, Taf. II), und weil ferner, wie wir unter § 3 gesehen haben, eine schwache Neigung des Polsters leicht eine gleichsinnige Achsendrehung herbeiführen kann.[1]

Wenn man sich aber vergegenwärtigt, daß bei den schwach spiraligen Quirlen, deren Polsterneigung kaum merklich oder sogar ganz entgegengesetzt ist, die Drehungsrichtung, sofern der Knospendruck außer Acht gelassen ist, stets kathodisch ist, so scheint diese Tendenz doch noch einen tieferen Grund zu haben. Da die innere Resistenz der Mestomstränge dabei von keiner Bedeutung ist oder die Drehung der *Spiranthes*-Ähre keine Rückdrehung ist, so müßen wir den Richtungsanlaß direkt in den Polstern und deren Arrangement suchen.

Daß die Drehung zylinderförmiger Gebilde entweder durch das Drehungsbestreben einzelner Zellelemente, durch schiefes Wachstum konzentrischer Zellschichten, oder durch stärkeres Wachstum peripherischer Gewebe herbeigeführt werden kann, ist eine wohl bekannte Tatsache (Nägeli und Schwendener '77, S. 415). Bei den meisten Wachstumstorsionen kommt aber das stärkere Wachstum peripherischer Gewebe am häufigsten vor. Die Drehungsrichtung ist dabei natürlich nicht von Anfang an bestimmt; es

1) Daß eine schwache, tangentialschiefe Neigung der peripherischen Schichten, sofern die Achse drehbar ist, beim weiteren Wachstum derselben eine gleichsinnige Drehung einleiten kann, können wir mittelst der Schlingpflanzen deutlich nachweisen. Hängt man z. B. einen stark drehbaren Sproß von *Dioscorea*-Arten und dgl., dessen jüngere Internodien schon schwach gedreht sind, vermittelst Holzbrettchen an Glasrohr, wie wir auch schon unter § 3 gesehen haben, so dreht er sich mit der Streckung allmählich nach derselben Richtung, so daß am oberen, noch weichen Teil des Sprosses notwendig eine antidrome Torsion herbeigeführt wird.

erfordert wenigstens eine schwache Veranlassung, durch welche der neutrale Zustand zerstört wird. Ganz ähnlich verhält es sich auch bei solchen Fällen, wo die stark wachsenden Schichten nicht allerseits gleichmäßig verteilt, sondern in longitudinalen Zonen angeordnet sind, wie bei den quirlständigen Achsen der *Spiranthes*-Ähre. Ist aber die Richtung einmal gegeben, so wird sie mit der Streckung immer ausgeprägter.

Wenn aber die stark wachsenden Zonen in ungleichmäßiger Verteilung oder Stärke angeordnet sind, so kann das schiefe Wachstum und damit auch die Drehungsrichtung leicht in sich selbst veranlaßt werden. Bei *Spiranthes* vermindert sich allmählich die Gewebemasse jedes Polsters nach unten, bis sie schließlich an der Insertionsstelle des unteren 2ten und 3ten Deckblattes endigt. (Fig. 12 b, S. 85). Die tordierende Kraft wird damit auch nach unten verkleinert. Da auch die Streckung der Achse die sukzessiven Internodien hindurch nach oben fortschreitet, so laufen die stark resp. schwach wachsenden Teile des äußeren Gewebe ebenfalls spiralförmig nach oben.

Fig. 12.
Erklärung im Text.

Denkt man nun einstweilig an ein Internodium, so befindet sich auf einer Seite des Zylinders ein stark verdickter Teil (Fig. 12 *a*; das Polster des nämlichen Internodiums), und im Winkelbereich von etwa 140° ein anderer schwach entwickelter Teil (Fig. 12 *b*; das Polster des nächst oberen Internodiums), und dazwischen dünnere Rindenzonen (*c*, *d* u. *e*).[1]

1) Das Areal c entspricht zwar nach der Definition Irerson's (l. c. S. 237) dem unteren Teil des zweitoberen Polsters. Dasselbe ist aber von der gewöhnlichen Rindenschicht des Stammes nicht mehr zu unterscheiden, und kommt daher in mechanischer Hinsicht kaum in Betracht.

Bei der Streckung erleiden nun die Polster *a* und *b* durch den Zentralzylinder eine Resistenz. Diese ist aber je nach der Seite des Polsters verschieden. Die Polster erleiden eine große Resistenz auf der Seite der großen Divergenz (*b c c a*) und eine kleine Resistenz auf der Seite der kleinen Divergenz (*a d b*), weil sie auf die näher befindlichen Seiten mithelfend einwirken. Das Polster *a* hat somit eine große Resistenz auf der kathodischen Seite (*a c*), und das Polster *b* auf der anodischen (*b c*), so daß bei ihrer Streckung *a* gezwungen wird sich auf die kathodische Seite zu neigen und *b* auf die anodische. Da aber das Massenverhältnis des Polsters *b* höchstens etwa $^1/_3$ von dem des Polsters *a* beträgt, so wird dessen Neigungsrichtung bei der Streckung stets von der des Polsters *a* überwunden, oder das Polster *b* vermindert nur die Resistenzwirkung des Polsters *a* auf der anodischen Seite, welches den Hauptteil des Torsionsmoments des nämlichen Internodiums ausmacht. Jedes Polster wird also mit Hilfe des nächst oberen stets kathodisch gewendet, so daß man den Sachverhalt dahin zusammenfassen kann, daß jedes Polster ein Tortionstreiber, und jedes nächst obere ein Richtungsveranlasser ist.

Ist das Polster einmal geneigt, so wirkt der tangentiale Komponent seines Wachstums unmittelbar als Drehkraft auf den Zentralzylinder. Der Zylinder, der sonst ganz gleichmäßig wachsen sollte, erfährt dadurch eine Spannung, und zwar eine Zugspannung in den peripherischen Zellschichten und eine Druckspannung in den zentralen Teilen. Im Polster selbst befindet sich auch ein Spannungsunterschied—eine starke Druckspannung in den inneren Schichten. Bei den äußeren Schichten scheint aber nicht ein Zug-, sondern auch eine Druckspannung vorhanden zu sein; denn wir sehen häufig unterhalb des Deckblattes, zumal bei den dickeren Ähren, Querfaltungen. (Siehe z. B. Fig. 27 b, Taf. IV). Jedenfalls wird die Ähre soweit gedreht, wie das Achsengewebe durch die Drehkraft des Polsters plastisch ausgedreht wird. Das Massenverhältnis und die Wachstumsdifferenz beider Gewebe sind also stets maßgebend, und die durch Spannungsdifferenzen sekundär modifizierten Streckungsverschiedenheiten werden allmählich plastisch fixiert.

Die Wachstumskraft des oberen Polsters *b* im Vergleich zur übrigen Rindenschicht *c*, *d* und *e*, und die Differenz der großen und kleinen Divergenzen können hier in theoretischer Hinsicht, soweit der Knospenkontakt außer Acht gelassen ist, unendlich klein sein, weil *b* nur ein Veranlaßer ist. Daß die Wendungsrichtung der annähernd dekussierten Knospen nicht leicht mit dem bloßen Auge zu bestimmen ist, ist damit auch verständlich (vgl. S. 71).

Bei den Ähren mit Spiralstellungen ist das genannte Verhältnis die sukzessiven Internodien hindurch von keiner Bedeutung und die Drehung schreitet stets kathodisch fort.[1] Bei den Ähren mit spiraligen dreizähligen Quirlen verhält es sich ähnlich, natürlich im schwachen Maße, weil die Wachstumsdifferenzen zwischen dem Treiber und Veranlasser, sowie zwischen den Polstern und dem Zentralzylinder mit dem Flächerwerden der Spiralen immer kleiner werden.

Wenn zwei ganz gleiche Polster gleichhoch gestellt sind, so wird natürlich die Drehungsrichtung nicht bestimmt, außer wenn ein anderer mechanischer Anlaß vorhanden ist. Sie können je nach dem gegenseitigen Lageverhältnis von einander abweichen, wobei aber keine Torsion zustande kommt. Solches scheint besonders bei den dickeren Achsen der Fall zu sein (der Quirl I in Fig. 19 e, Taf. IV; vgl. auch S. 70). In Wirklichkeit kommt das aber nur selten vor, weil zunächst selbst bei dicht nebeneinander stehenden Polstern eine Verschiedenheit mit Bezug auf Größe oder Höhe fast stets vorhanden ist, weil ferner die schiefe Neigung eines Polsters, das unmittelbar daneben liegende Polster zu derselben Neigung veranlaßt, und weil schließlich die Druckwirkungen der oberen oder unteren Knospen meist asymmetrisch sind. Falls das schiefe Wachstum vom unteren Internodium übertragen wird, so wird die Neigungsabweichung der Polster leicht überwunden.

Daß bei einem zylinderförmigen Gebilde, bei dem sich der Verlängerungsgrad und die Anordnung der Materialien so verhält

1) Die Anordnung der zwei ungleichen Zonen um die Zylinderfläche kann natürlich entweder sukzessiv geradlinig oder spiralig sein. Im ersteren Fall der Drehung würde aber eine Windung leicht kombinieren, während im letzteren Fall diese sich durch Kompensation auf sukzessiv verschiedenen Seiten mehr der einfachen Drehung nähert.

wie bei der *Spiranthes*-Achse, die Drehungsrichtung stets kathodisch ausfällt, ist natürlich nicht auf die wachsenden Pflanzenorgane beschränkt. Man könnte das vielleicht durch ein Modell demonstrieren.

Schwendener ('98, II, S. 369 ff.) hat ein Modell angefertigt, um zu prüfen, ob bei ungleichem Zuwachs der drei ursprünglich gleichen Längszonen eines geraden Organs die im Organ zurückbleibenden Spannungen seitliche Komponenten liefern, durch welche eine Drehung bewirkt wird. Es war ein Hohlzylinder, der aus drei verschiedenen Metallen, Eisen, Zink und Messing, zusammengefügt, und durch Erwärmen mit heißem Öl, infolge verschiedener Ausdehnungskoeffizienten, zugleich gekrümmt und tordiert wurde.

Auf ähnliche Weise könnte man vielleicht auch die kathodische Drehung untersuchen, wenn man das Modell so anfertigte, daß ein Hohlzylinder mit einem minder ausdehnbaren Metall vermittelst zwei Metallstreifen, einem dickeren und einem dünneren von hohem Ausdehnungskoeffizienten dicht zusammengefügt würde, wie unsere Fig. 12 D, S. 85 es veranschaulicht. Noch besser würde das Resultat vielleicht sein, wenn man zahlreiche Metallstreifen von polsterförmiger Gestalt (Fig. 12 B) der natürlichen Polsteranordnung gemäß anbringen würde.

§ 6. Beziehung zwischen der Achsendrehung und Druckdrehung.

Weil einerseits die Achsendrehung vermittelst des Polsters und Deckblattes die Wendungsrichtung der Knospen bestimmen kann, und weil andererseits die von den Druckverhältnissen verursachte Wendung der Knospen die Drehungsrichtung der Achse bedingen und ein Druckmoment liefern kann, so werden die Auflösungsvorgänge je nach den Umständen auch verschiedenartig modifiziert.

Bei den meisten Ähren, besonders bei den schlanken, kommt aber die eigene kathodische Drehung mit der Streckung der Achse sehr früh zustande. Die Knospen werden dadurch auch katho-

disch geneigt und gleiten den Rücken der 5ten oberen entlang, bevor die Rückenknickung beginnt. Zur Phase des Spitzenkontaktes entsteht also nie ein wirksamer 5ter Kontakt. Mit anderen Worten, die Achsendrehung und die Knospenwendung fallen gleich kathodisch aus, sie wirken zusammen, und so ist schließlich eine zierliche einzeilige Spirale die Folge.

Die Kontaktverhältnisse werden aber je nach den Wachstumsverhältnissen der Achse und Knospen sekundär verändert, und dadurch auch die Neigungsrichtung der letzteren, weil sie nur spindelförmige Seitenorgane sind. Die Knospen übertragen dann dieselbe Neigung vermittelst des Deckblattes leicht auf die Polster. Nach der Knickung wird die Neigung immer von der Kronenspitze gestützt.

Beim ersten Anfang der anodischen Wendung existieren mithin zwei Gegenwirkungen; die eine im Knospenkörper selbst (S. 55 ff.) und die andere an seiner Ansatzstelle. Wenn die Knospenspitze durch obwaltende Druckverhältnisse nach der anodischen Richtung gewendet wird, so wirkt das Polster dem natürlich erst entgegen. Ist dabei die normale Achsendrehung schon mäßig fortgeschritten, so tritt die Gegenwirkung des Polsters ziemlich stark auf, weil die kathodisch-schiefe Neigung schon plastisch fixiert ist und selbst nach weiterer Streckung nicht leicht erlischt und sich bisweilen sogar verstärken kann. Die Knospenwirkung und die Polsterwirkung können sich also unter Umständen im Gleichgewichtszustand befinden. Die Knospe blüht in solchem Falle meist ungewendet auf, und die Achsendrehung, sei sie kathodisch oder anodisch, ist auch sehr klein oder verschwindet gänzlich.

Ist hingegen die anodische Wendung der Knospe schon früher zustande gekommen oder ist die kathodische Neigung des Polsters noch nicht ausreichend, so wird die Polsterwirkung, besonders nachdem die Knospenspitze die Achse entlang schon anodisch vorbeigeglitten ist, leicht überwunden und anodisch geneigt, da die kathodische Tendenz selbst anfänglich ganz schwach ist. Bei weiterer Streckung wirkt sie somit bei der anomalen Auflösung der Ähre mit, und zweireihige Spiralen sind die Folge.

All' solche Gegenwirkungen kommen bei den quirlständigen Ähren stark ausgeprägt vor, weil die Asymmetrie der Druckverhältnisse, der Polsterverteilung und somit auch die der eigenen Torsionstendenz stark vermindert ist. Jede Wirkung, sei es Knospen- oder Polsterwirkung, ist anfangs gleich schwach und verstärkt sich erst allmählich bei weiterer Entwickelung. Tritt also die Neigungswirkung in einer Knospe oder einem Polster anfangs relativ stärker auf, so wird die andere Knospe, selbst wenn die entgegengesetzte Tendenz schon vorhanden ist, leicht überwunden, so daß die Achse sich bald kathodisch, bald anodisch dreht.

Jedenfalls ist der erste Anlaß der Neigung sehr schwach, und die Richtung kann unter Umständen wiederholt schwanken. Mit der Zeit wird aber die Tendenz immer stärker und deutlicher, bis sich endlich eine bestimmte Richtung ergibt.

§ 7. Neigung und Windung der Achse.

Bei dem gedrängten Zustand der Ähre ist die Achse, wie schon erwähnt (S. 30), wegen der Druckwirkung der Knospen und der Entwicklung der Polster, zickzackförmig schraubenwendig. (Fig. 40 A, Taf. V). Mit der Streckung der Achse wird aber diese Windung allmählich unmerklich, und es wird von neuem eine andere Windung herbeigeführt.

Bei der Orientierung krümmen sich die Knospen erst dorsinastisch nach der hinteren Seite. Da aber die Achse direkt im Wege steht, so weichen sie mit ihrer Krümmung passiv von der Medianebene ab, und drücken gleichzeitig die Achse seitlich nach hinten. Ist die Achse dabei dicker, so werden die Blüten stark passiv geneigt, und eine zygomorphe Lage ist infolgedessen nicht möglich. Ist hingegen die Achse schlank, so ist die Neigung natürlich nicht so groß; es wird vielmehr nun die Achse von den Blüten passiv geneigt,[1] weil die Fruchtknoten sich bestreben stets eine möglichst aufrechte Lage einzunehmen. Die Neigungen sind also je nach der Dicke, der Biegungsfestigkeit und der geotropi-

1) Es sei hier bemerkt, daß die durch das Überwachsen des Polsters verursachte Neigung der Achse hier kaum in Betracht kommt, oder daß die letztere durch Drehung annähernd ausgeglichen wird.

schen Aufstrebung der Achse sowie nach dem Orientierungsvermögen und der Größe der Knospen verschieden.

Die laterale Neigung des Fruchtkörpers beträgt in der Regel 15°–20°,[1] die Vorwärtsneigung desselben von der Seitenansicht 0°–20°, die Medianabweichung der Krone von oben gesehen 20°–50°, und die horizontale Abweichung der Querebene der Krone von vorn gesehen 5°–15°. Die Neigung der Achse beträgt hingegen gewöhnlich nur etwa 5°, höchstens 20°, was sich nur bei stark gedrehten schlanken Ähren beobachten läßt. Häufig ist die Neigung ganz unbemerkbar.

Ist die Blütenreihe geradläufig, so ist auch die Achse geradlinig geneigt (Fig. 39B, Taf. V); ist die erstere schraubenwendig, so ist auch die letztere gleichsinnig-schraubenwendig (Fig. 37, 39a u. 40b, Taf. V).[2] Bei den dickeren Achsen ist das aber meist unmerklich (Fig. 40 a versus b, Taf. V).

Angenommen nun, daß die Ansatzstelle der Blüten sich dem Beobachter von der vorderen Seite zeigt, so sind die Krone sowie auch die Achse gleich nach hinten geneigt (z. B. Fig. 39 A). Die seitlichen Neigungen der beiden sind aber in entgegengesetzter Richtung. Bei der rechtswendigen Ähre ist die Blüte nach rechts, die Achse aber nach links gerichtet, und

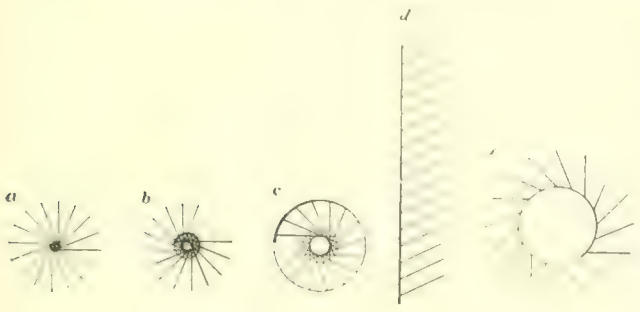


Fig. 13.

Horizontale Projektion der Achsenwindung und Kronenausstrahlung. (Grundspirale rechtsläufig.)
a. Gerade Achse. Blütenspirale homodrom.
b. Schwach gewundene Achse. Blütenspirale homodrom.
c. Stark gewundene Achse. Blütenspirale homodrom.
d. Geradlinig geneigte Achse. Blütenspirale geradlinig.
e. Stark gewundene Achse. Blütenspirale antidrom.

1) Der Neigungswinkel der Blüte (des Fruchtkörpers und der Krone) gegen den Zenith ist wegen der Unregelmäßigkeit und Kleinheit ihrer Form nicht genau meßbar. Die Zahlen sind hier daher nur nach Augenmaß gegeben.

2) Der Windungswinkel jedes Internodiums in horizontaler Projektion beträgt $(^1/_3 - \delta) \times 360°$, wo δ den Drehungswinkel der Achse vorstellt. Sofern δ kleiner als 5/13 ist, ist die Windung mit der Grundspirale homodrom, und umgekehrt. Sind beide gleich groß, so ist die Spirale geradlinig.

umgekehrt. In horizontaler Projektion bilden mithin die Windungskurve der Achse und die Kronen einen Winkel von 50°–80°, wobei die Kronen bei der rechtsläufigen nach rechts (Fig. 13, S. 91), und bei der linksläufigen nach links gewendet sind. Da aber die Blütenspirale je nach dem Torsionsgrad der Achse entweder homodrom, gerade oder antidrom werden kann, so sind die Kronen bei den homodromen nach innen (Fig. 13 b u. c), und bei den antidromen nach außen (Fig. 13 e) gerichtet.

Bei der antidromen Windung ist die Neigung der Achse schon ziemlich groß, zudem sind die Kronen schief nach außen gewendet, so daß die Blütenreihe eine wenig steile Spirale von großem Durchmesser beschreibet (Fig. 37, Taf. V). Bei der homodromen Windung läuft hingegen die Kronenspirale um so steiler auf, je größer die Achsenwindung ist (Fig. 39 a, Taf. V und Fig. 7 a u. b, Taf. III). Die Blütenspirale sieht mithin je nach der Torsions- und Neigungsgröße der Achse ziemlich verschieden aus, und beim sogen. *flexuosa*-Typus und ähnlichen Typen fällt diese starke Windung sehr ins Auge (Fig. 37 u. 39, Taf. V; siehe auch Blume, Flora Javae, t. 4, tab. 38, Fig. 3).

Die Windung der Achse ist auch bei den halbierten Ähren wohl konstatierbar. Halbiert man die Ähre in der jüngeren gedrängten Phase mit einem scharfen Messer, so entwickeln sich die unverletzten Blüten dennoch nicht merklich beschädigt weiter (Fig. 44 u. 44' Taf. V). Die Achse dreht sich aber kaum, sondern wird einseitig gekrümmt, weil die Polster nicht mehr eine einheitliche peripherische Schicht in sich bilden. Die Wendungsrichtung der Blüten ist aber meist kathodisch, wie die der unverletzten. Weil hierbei die Achse infolge der Halbierung sehr schlank und biegsam geworden ist, so wird sie bei der Wendung der Blüten anodisch gekrümmt und diese Krümmung führt im fertigen Zustand auf sukzessiv verschiedenen Ebenen eine antidrome Windung aus.

§ 8. Welkungstorsion der Achse.

Läßt man die so etwa halb aufgeblüte Ähre im Zimmer verwelken, so dreht sich der schon gedrehte Teil der Achse mit

dem Wasserverlust noch in der nämlichen Richtung weiter. Nach dem Absterben und Vertrocknen des Gewebes ist dies besonders stark bemerkbar (Fig. 34 resp. 35, Taf. V).

Die Torsionsgröße ist aber je nach dem Alter der Achse verschieden. Der noch nicht aufgelöste, jüngere Teil dreht sich hierbei garnicht, wie das auch beim schon stark verholzten älteren Teil der Achse der Fall ist. Beim Blütenstengel, der sich von Anfang an nicht gedreht hat, findet auch nie eine Drehung statt, ob er noch jung oder schon alt ist. Dagegen dreht sich der schon stark im Drehen begriffene Teil der Ähre sehr merklich, ganz unabhängig, ob die ursprüngliche Torsion kathodisch oder anodisch war. Die gewöhnliche homodrome Blütenspirale wird dadurch meist antidrom. An der Übergangsstelle der Wachstumstorsion von der einen Richtung in die andere kommt ebenfalls keine Welkungstorsion vor; die Achse bleibt nach wie vor ganz gerade.

Daß die Drehung bei dem ursprünglich geraden Teil der Achse niemals eintritt, weist darauf hin, daß die Welkungstorsion nicht durch die aktive Kontraktion des inneren Gewebes beim Vertrocknen verursacht wird; im Gegenteil müßte das letztere dabei passiv verkürzt werden. Daß die Richtung und Größe der Torsion durchweg von derjenigen der ursprünglichen Wachstumstorsion abhängig ist, zeigt auch deutlich, daß die Welkungstorsion hier hauptsächlich von der tangentialschiefen Neigung der Zellen veranlaßt worden ist. Da einerseits die Zellen der Infloreszenzachse beim Wasserverlust stärker in der Querrichtung kontrahieren als in der Längsrichtung—die gestreckten Zellen werden durchweg einer Längsfaltung unterliegen (Eichholz '86, S. 549; Steinbrinck '06, S. 671 u. 739)—und da andererseits die schon schief geneigten Zellen, sofern ihre Länge nahezu konstant bleibt, mit der Verminderung des Achsendurchmessers gezwungen werden sich immer schiefer zu neigen, so ist es leicht verständlich, daß die Achse beim Waßerverlust sich um so mehr dreht, je schiefer die äußeren Zellschichten beim Anfang der Verwelkung geneigt waren. Die Zellen wirken hier also in sich selbst als dynamisch-statische Elemente der Torsion (vgl. Eichholz '86 S. 550), in der

longitudinalen Richtung nämlich als Widerstands-, und in der Querrichtung als Kontraktionsgewebe.

Die Welkungstorsion wird hier mithin nur den schon gedrehten zartwandigen Zellkomplexen, deren Membranen dem Kohäsionszug des schwindenden Zellsaftes leicht nachgeben, gestattet. Nach vollständiger Ausbildung der Prosenchymscheide wird dies aber viel schwieriger, weil die verholzten Zellen nicht so leicht schrumpfen und ihre ursprüngliche Gestalt und Neigung beibehalten. Diese Torsion ist auch wie die Wachstumstorsion nur ein einmaliger Vorgang; denn nach dem Verwelken und Vertrocknen wird der ursprüngliche Zustand nie wieder hergestellt. Nur im siedenden Wasser kann diese Torsion wieder etwas rückgängig gemacht werden.

Solche Welkungstorsion ist also bei der Welkung schon gedrehter Organe mit zartwandigen Zellen stets sichtbar, und ich beobachtete sie häufig bei den Fruchtknoten verschiedener Orchideen, bei geschnittenen Schlingpflanzen, sowie auch bei den *Hemerocalis*-Blüten, falls sie schon vor dem Aufblühen begonnen hatten sich zu drehen.

VI. Drehung der Achse in ihrem Zusammenhang mit der Orientierungsbewegung der Blüten.

Die Drehung der Achse wird durch die Orientierungsbewegung der Blüten, deren Verlauf je nach der Lage der Achse verschieden ausfällt, stets mehr oder minder modifiziert. Es ist also unbedingt notwendig, das Verhalten der Ähre in verschiedenen geneigten Lagen zu untersuchen. Die Orientierungsbewegung der Knospen wird aber beim unverletzten Zustand der Ähre durch die Stützwirkung des Deckblattes sehr undeutlich gemacht oder gar stark verändert. Das eigene Orientierungsvermögen der Blüten ist daher ohne Abschneiden des Blattes kaum richtig zu erkennen. Wir wollen also zunächst entblätterte Blüten mit Bezug auf das Orientierungsvermögen prüfen.

A. Orientierungsbewegung der entblätterten Knospen.

Die Knospe ist anfangs natürlich ganz unfähig auf tropische Reize zu reagieren. In der Lage, in der sie sich gerade befindet, wächst sie weiter fort, bis sie endlich erst 3–5 Tage vor dem Aufblühen reaktionsfähig wird, während die dorsinastische Krümmung schon früher begonnen hat, und die zugehörige Infloreszenzachse auch schon geotropisch reagierbar geworden ist.

Befestigt man beispielweise eine junge Ähre mit einem Faden an, dem ein Gewicht angebracht ist, mit der Spitze nach unten, so reagiert die frei gelassene Ährenspitze einige Tage früher als die Knospen, und trotz mechanischer Verhinderung der dicht zusammengedrängten Knospen, strebt sie danach eine aufrechte Lage einzunehmen (Fig. 57 b, Taf. VI).

Bei Versuchen, bei denen die Ähre schräg oder wagerecht gehalten wurde, brachte ich die Pflanze mitsamt dem Topfe in die gewünschte Lage, befestigte dann die Ährenspitze mit einem feinen Baumwollfaden, an dessen freiem Ende ein Gewicht angebracht wurde, und hängte ihn derart über ein dünnes Glasröhrchen, daß die Ähren in der gewünschten Richtung fortwachsen mußten. Bei dieser Anordnung ist allerdings ein Reibungswiderstand zwischen dem Glasröhrchen und dem Faden vorhanden, der aber bei den vorliegenden Versuchen kaum in Betracht kommt. Einigemale, besonders wenn die Zugwirkung in Betracht zu ziehen war, wurden auch frei bewegliche Rollen benützt. Der Faden verhindert auch, besonders bei den schlanken Achsen, teilweise die Drehung. Die Abstände zwischen der Ährenspitze und dem Glasröhrchen wurden deswegen möglichst groß gehalten; meist 30–50 cm, bisweilen aber sogar 1 m.

Als Gewicht bediente ich mich einer Bleikugel, wie sie an der Fischschnur üblich ist, deren Gewicht je nach der Größe 1.4, 4.3, 8.3 resp. 9.6 gr. betrug. Weil die geotropische Krümmungskraft von der Neigung und Dicke der Achse abhängig ist, so wird das Gewicht (resp. die Gewichte) unter Umständen in verschiedenen Kombinationen angewandt. Bei der inversgestellten Lage

der Ähre war ein Gewicht von 4.3 gr schon ausreichend, in der horizontalen Lage genügte aber sogar ein Gewicht von 2×9.6 gr oft noch nicht, um die Aufwärtskrümmnng des unteren, dickeren Teils der Achse zu verhindern. Da aber die jüngere Ährenspitze durch ein Gewicht von 10–30 gr schon abgerißen wird, so konnte ein zu großes Gewicht dabei nicht angewandt werden.

§ 1. Das Verhalten der Blüten bei der inversgestellten Lage der Achse.

In der umgekehrten Stellung der Ähre fängt die Knospe erst 3–6 Tage vor dem Aufblühen an, sich an ihrer Stielbasis aufwärts zu krümmen. Der Achsenwinkel des Fruchtkörpers wird damit allmählich vergrößert. Die klinotrope Ruhelage der Knospe müßte demnach durch die einfache Aufwärtskrümmung des Fruchtknotens bis zur Horizontallage erreicht werden (siehe Blüte Nr. 23 in Fig. 54, Taf. VI), falls keine entgegengesetzte Abwärtskrümmung im oberen Teil des Fruchtknotens stattfände. Diese letztere Krümmung hat aber schon früher eingesetzt als die Aufwärtsbewegung (etwa 5–10 Tage vor dem Aufblühen) und ist, obwohl langsam, doch schon ziemlich stark geworden, so daß die Krone sich zu dieser Zeit häufig noch in der Abwärtsstellung befindet (Nr. 20 in Fig. 54; Nr. 28 in Fig. 55, Taf. VI). Die Aufwärtskrümmung schreitet weiter fort, bis die Krone annähernd horizontal gerichtet ist, wobei die Abwärtskrümmung der Krone 60°–80°, und der Zenithwinkel der Fruchtachse 10°–40° beträgt.

An diesem Verhalten erkennt man deutlich, daß die Krümmung der Krone in zwei Regionen eingeteilt ist; an der Stielbasis die Aufwärts-, und am oberen Ende des Fruchtknotens die Abwärtskrümmung. Sofern eine freie Bewegung gestattet ist, treten diese beiden Krümmungen stets auf, ganz unabhängig davon, ob die Knospe von Anfang an in eine plagiotrope Ruhelage gebracht wurde oder nicht. Der Fruchtknoten richtet sich stets annähernd senkrecht aufwärts, und die Krone ist von da an etwa wagerecht gerichtet.

Diese Aufwärtskrümmung der Stielbasis wird, wie wir sogleich

sehen werden, je nach der gegebenen Lage der Knospe, durch das Konvexwerden einer beliebigen Unterseite verwirklicht. Die Fruchtbasis ist hiernach negativ geotropisch.

Die Abwärtskrümmung der Knospe wird dagegen stets durch die Verlängerung des dorsidistalen Endes des Fruchtkörpers bewerkstelligt. Sie tritt anfangs, in welcher Lage sich die Knospe auch befinden mag, ganz unabhängig von der Richtung der späteren Ruhelage, stets in derselben Weise auf. In den gezwungenen Lagen verbinden sie sich zwar nachher auch mit der geotropischen Krümmung; sofern sich aber die Knospe im frei beweglichen Zustand befindet, wird die tropische Regulation ausschließlich durch die Bewegung des Fruchtstiels bewerkstelligt, und die dorsokonvexe Krümmung kommt dann zum vollen Vorschein, als ob sie ein spezifischer Ausgestaltungsvorgang wäre. Es ist ja für die dorsiventralen Blüten in ökologischer Hinsicht vollkommen ausreichend, sich nur am oberen Teil des Fruchtkörpers dorsokonvex zu krümmen, falls sich die Fruchtbasis vertikal aufwärts richten kann.[1] Wir haben schon dieses eigenartige Wachstumsbestreben der dorsiventralen Organe nach Pfeffer als Dorsinastie bezeichnet, im Gegensatz zur Epinastie, ein Ausdruck, der mehr bei den plagiotropen Organen am Platze ist.

§ 2. Das Verhalten der Blüten bei horizontaler Lage der Achse.

Bei der horizontalen Lage der Achse verhalten sich die Knospen je nach ihren Lagen gegen die Mutterachse sowie gegen den Zenith sehr verschieden.

Die Knospe auf der oberen Seite der Achse richtet sich infolge geotropischer Krümmung der Fruchtbasis unmittelbar aufwärts, bis der Fruchtkörper etwa senkrecht gerichtet ist. Die Krone knickt dabei umgekehrt akroskop und erreicht leicht ihre Ruhelage (Fig. 60 u. 61 A, Taf. VII).

1) In Wirklichkeit tritt aber, falls die Knospe von ihrer dorsiventralen Lage stark abgewichen ist, gleichzeitig mit der Aufwärtsbewegung auch eine geotortische Bewegung auf (siehe unten).

Die Knospe an der unteren Seite der Achse drückt, sobald sie beginnt zu reagieren, nach oben gegen die Achse. Die Knospe berührt die Achsenfläche aber nicht mit ihrer inneren ganzen Bauchseite, sondern stößt nur mit ihrer Spitze gegen sie, und diese Konkavität vergrößert sich allmählich (Fig. 61 B, Taf. VII). Die Dorsinastie muß demnach mit stärkerer Kraft ausgeführt worden sein als die geotropische Krümmung der schlanken Fruchtbasis. Inzwischen wird aber die Knospe infolge der Streckung der oberen Internodien meist von den oberen Knospen getrennt und wendet sich unter weiterer Krümmung der unteren Seite an der Stammachse entlang nach oben. Die Krone richtet sich dabei basiskop auf. Zuweilen erlischt aber das Reaktionsvermögen solcher Knospen schon vor der Erlangung der Ruhelage, und sie bleiben dann ungerückt in der Zwangslage. Schneidet man aber bei einem solchen Fall den oberen Teil der Achse weg, so rückt die Knospe infolge der genannten beiden Krümmungen, die dabei begreiflicherweise zusammenfallen, sofort nach oben und erreicht ihre Normallage.

Auf der Flankenseite der Achse rückt die Knospe infolge Konvexkrümmung der Lateralflanke aufwärts. Da aber ihre Medianebene etwa horizontal liegt,[1] so tritt nebst der Aufwärtsbewegung auch eine schwache geotortische Torsion ein, und die Kronenrichtung, die sonst stark diaskop werden würde, wird dadurch allmählich akroskop. Diese Bewegung wird ferner, besonders auf der kathodischen Seite der Ähre (von oben gesehen), infolge der Hemmung der unmittelbar darüber befindlichen Knospe erleichtert. Es wird nämlich die bogenförmig eingekrümmte Krone, trotz ihres diaskopen Bestrebens, von den oberen Knospen in ihrer Bewegung gehemmt und so immer mehr akroskop gerichtet. Im fertigen Zustand stehen mithin die meisten Kronen parallel und zwar je nach dem Drehungsgrad der Achse sind sie mehr oder minder kathodisch gerichtet (Fig. 60, Taf. VII).

Bei den nahe an der unteren kathodischen Seite der Achse

1) Die Neigung der Medianebene ist aber auf den beiden Seiten der Ähre nicht gleich; es ist nämlich die Knospe auf der anodischen Seite (von oben gesehen), infolge der von Anfang an gegebenen kathodischen Neigung, etwas nach oben geneigt, während die auf der kathodischen Seite nach unten gerichtet ist.

stehenden Knospen wird aber die Orientierung oft ziemlich erschwert. Besonders bei der stark drehbahren Ähre kann die Ansatzstelle der Knospen nach Beginn der Orientierung mehr oder minder nach der anodischen Seite gerückt werden, während die Spitze sich schon nach der anfänglichen kathodischen Seite gekrümmt hat. Bei einer derartig gezwungenen Lage macht die Knospe infolge der gleichzeitig eintretenden Torsion eine Windung (Fig. 61 c, Taf. VII). Bei den unteren, auf der anodischen Seite befindlichen Knospen wird dagegen die Ruhelage um so leichter erreicht, je drehbarer die Achse ist. Die Krone wird dabei diaskop oder basiskop gerichtet, weil auf der Seite viel Platz ist, und so eine freie Ausdehnung stattfinden kann (Fig. 60 D, Taf. VII).

Jedenfalls wenden sich die Knospen infolge der geotropischen Aufwärtsbewegung des Fruchtknotens gleich nach oben, aber je nach der Seite der Achse ungleichsinnig. Die relativ größere Anzahl der Blüten ist hierbei kathodischwendig. Auch die Neigung des Polsters wird mit der Wendung der Blüten sekundär verändert. Beim ausgewachsenen Zustand sieht mithin die Ähre nicht schraubenwendig, sondern aufwärtswendig aus.

§ 3. Das Verhalten der Blüten in den geneigten Lagen der Achse und die Einseitswendigkeit der Blüten.

Wie eben erwähnt, wenden sich die Knospen bei horizontaler Lage der Ähre nicht gleichsinnig, sondern infolge der geotropischen Aufwärtsbewegung alle nach der oberen Seite der Achse. Die Wendungsrichtung der Kronen ist aber nicht dieselbe; sie ist akroskop, diaskop oder basiskop, so daß man die aufgeblühte Ähre mit den sogen. einseitswendigen Ähren verschiedener Pflanzen nicht für gleichartig halten kann. Sehr auffallend kommt aber diese Einseitswendigkeit der Blüten bei der unter einem Zenithwinkel von 135°–150° schief abwärts geneigten Ähre vor.

Die Knospen an der unteren Seite einer derartig geneigten Achse sind anfangs abwärts gerichtet, und zwar mit ihrer anodisch-dorsalen Seite nach unten, weil sie bei der anfänglich gedrängten

Ähre unter einem Ablaufwinkel von 20° kathodisch schief zur Tragachse geneigt sind. Wenn sie geotropisch reagieren, wenden sie sich nun nicht negativ geotropisch achsenwärts, sondern kathodisch auswärts (Fig. 62 b, Nr. 1, Taf. VII). Dies beruht zweifellos darauf, daß die Knospen ein autotropisches Bestreben haben, sich aus ihrer Insertionsstelle unter einem bestimmten Winkel zur Achse zu neigen; denn es ist eine ganz allgemeine Erscheinung, daß eine jede Sprossung sich bestrebet, sich zur Mutterachse im Eigenwinkel zu stellen (Pfeffer '04, S. 595). Dieses Bestreben wird um so stärker, je weiter das Organ vom Eigenwinkel entfernt ist, einerlei, ob eine andere Reizwirkung vorhanden ist oder nicht (vgl. Baranetzky '01, S. 154). Unter einem stärkeren geotropischen Reiz wird dieses Bestreben bei den *Spiranthes*-Blüten fast überwunden; es wird hauptsächlich beim Schwächerwerden des Orientierungsreizes deutlich.[1]

Weil nun hier bei den etwa median abwärts stehenden Knospen die geotropische Wirkung viel schwächer ausfällt, so ist es auch leicht verständlich, daß die geotropische Einwärtsbewegung von der entgegengesetzten Auswärtsbewegung überwunden wird.[2] Mit der weiteren Abweichung von der Mutterachse wird aber das Bestreben immer schwächer und die Knospe wendet sich nun infolge Konvexkrümmung der anodisch-ventralen Seite immer stärker seitlich aufwärts, so daß ihre anodische Flanke allmählich horizontal nach unten zu liegen kommen würde, falls der Fruchtkörper einfach geotropisch reagierte. In Wirklichkeit entsteht aber dabei auch eine geotortische Torsion, so daß die Knospe in der horizontalen Lage mit ihrer anodisch-ventralen Seite nach unten liegt (Fig. 62 b 2). Die Krone befindet sich mithin im fertigen Zustand nicht parallel mit der Medianebene der Mutter-

1) Weiteres über den Eigenwinkel, den ich bei verschiedenen anderen Pflanzen beobachtet habe, wird an anderer Stelle mitgeteilt werden.

2) Wenn aber die Knospe beim Beginn des Versuches schon nastisch einwärts gekrümmt ist, so ist das Eigenwinkelbestreben nicht mehr imstande dieselbe zu veranlassen sich auswärts zu wenden. Sie rückt dann infolge Zusammenwirkens der Nastie und des Tropismus an der Mutterachse entlang basiskop immer mehr nach oben, wie bei der horizontalen Ähre. Die plagiotrope Ruhelage wird aber meist nicht erreicht und die Knospe richtet ihre Krone höchstens parallel mit der Mutterachse (Fig. 65 a 1, Taf. VII).

achse, sondern weicht unter einem Winkel von 30°–50° von der letzteren ab (Fig. 62 b 3).

Wodurch ist aber diese dorsiventrale Regulation des Fruchtkörpers zustande gebracht worden? Nach Noll ('85 S. 189 ff., '92 S. 265) soll die Orientierungstorsion der dorsiventralen Organe durch geotropische Krümmung und Exotropie bewirkt werden, während Schwendener und Krabbe ('92) sie ausschließlich mit dem Geotortismus erklärt haben. Bei *Spiranthes*-Blüten ist aber die Torsion nicht unbedingt notwendig, weil sie ohnedies ihre Ruhelage durch einfache Krümmung erreichen kann. Dennoch kommt die dorsiventrale Torsion vor. Es ist also klar, daß die Blüten nebst geotropischer Krümmung ein Bestreben haben, sich in der unruhigen Lage dorsiventral zu regulieren. Die Torsion selbst steht aber hier in keinem Zusammenhang mit der Exotropie, denn sonst würde die einseitswendige Ähre nie zustande kommen. Bei *Spiranthes*-Blüten ist ja die exotropische Tendenz, nämlich das autotropische Bestreben des beweglichen Organs, sehr schwach; sie wird leicht von der geotropischen Krümmung überwunden, außer wenn sich der Fruchtknoten in einer neutralen Reizlage befindet. Die vorliegende Torsion möchten wir daher mit Schwendener und Krabbe als Geotortismus bezeichnen, unter dem Vorbehalt, daß es im Allgemeinen nicht notwendig ist, stets eine Torsion vorauszusetzen, sondern daß es wesentlich nur eine von der distalen Region des Organs tonisch[1] dirigierte dorsiventrale Regulation ist.[2]

Was nun die seitlich gestellten Knospen anbelangt, so wenden sie sich nach einer etwaigen durch Eigenwinkelbestreben verursachten Auswärtswendung infolge Konvexkrümmung der Seitenflanke gleich nach oben. Ihre Krone würde damit vielleicht diaskop werden, wie bei der horizontal stehenden Ähre, falls sich der Fruchtkörper ausschließlich infolge geotropischer Krümmung aufrichtete. Es tritt aber beim Orientierungsverlauf der Knospen

1) Was den tonischen Reiz anbetrifft, vgl. man Miehe '02, S. 571; Pfeffer '04, S. 351.

2) Die *Spiranthes*-Blüte ist wegen ihrer kleinen und unregelmäßigen Gestalt für nähere Betrachtung der Orientierungsvorgänge nicht geeignet. Ich habe darum zwecks der Vergleichung an verschiedenen Orchideen und anderen Pflanzen einige Versuche und Beobachtungen angestellt. Darüber wird an anderer Stelle berichtet.

auch eine geotortische Bewegung auf, so daß die Krone allmählich akroskop wird und im fertigen Zustand nahe der Medianebene steht.

Die Knospen auf der oberen Seite der Achse rücken unmittelbar nach oben und erreichen unter gleichzeitiger Knickung ihre Normallage.

Die Ähre wird mithin deutlich einseitswendig, und das spiralige Aussehen verschwindet gänzlich. Gleichzeitig mit dieser Wendung wird auch das Polster mehr oder minder in die nämliche Richtung geneigt, und die Drehung der Achse wird beinahe ganz verhindert.

Mit Vergrößerung des Neigungswinkels der Achse wird aber diese Einseitswendigkeit immer undeutlicher (Fig. 54b, Taf. VI), bis sich endlich in der Inverslage alle Knospen in gleicher Weise nach außen wenden; denn der nach unten liegende Teil der unteren und der seitlichen Knospen geht, besonders bei den Knospen auf der kathodischen Seite der Achse, von der Flankenseite allmählich in die Ventralseite über, und nach der Auswärtswendung wird dieses Verhältnis immer stärker.

Bei den schief nach oben stehenden Ähren wird die Einseitswendigkeit auch immer undeutlicher, weil die Knospen der unteren Seite der Achse ihre Krone immer basiskop richten.

Bei der senkrechten Lage der Ähre verschwindet nun die Einseitswendigkeit gänzlich (Fig. 30 Taf VI). Die Knospen werden hier trotz negativ geotropischen Bestrebens des Fruchtknotens auswärts gerückt, weil ihre schlanke Stielbasis nicht imstande ist, den Fruchtknoten der dorsinastischen Krümmung entgegen aufrecht zu halten, was nur beim Vorhandensein des Deckblattes möglich sein würde. Bei der entgipfelten Ähre orientieren die Knospen sich vermittelst einfacher Knickung ganz normal; in diesem Falle wird aber die Vorbeischiebung aus der ursprünglichen Lage erst nach der Streckung der Achse ermöglicht. Die Wendungsrichtung ist dabei meist kathodisch, wie die eigene Torsionsrichtung der Achse selbst; unter Umständen kann sie aber auch ganz unbestimmt sein. Die Achsendrehung wird aber stark gehindert, weil die Streckung der Achse sowie die Druckwirkung

der Knospen infolge der Entblätterung weniger tätig geworden sind.

§ 4. Das Verhalten der Blüten an horizontaler Klinostatenachse.

Bei der Rotation an der horizontalen Klinostatenachse wird der Kontakt, trotz der nastischen Knickung, infolge des eigenen autotropischen Bestrebens allmählich gelockert und erlischt schließlich mit der Streckung der Achse. Die Knospen blühen in der auswärts und schwach kathodisch geneigten Lage auf. Die dorsinastische Krümmung beträgt dabei etwa 40°–80° (Fig. 45, Taf. VII); sie ist also kaum größer als bei der normalen aufrecht stehenden Ähre.

Dies Verhältnis der Rückenknickung ist also abweichend von den gewöhnlichen dorsiventralen Organen, bei denen nach Kniep ('10, S. 1), sofern die geotropische Reaktion am Klinostat möglich ist, die Krümmung immer summiert werden sollte. Daraus geht hervor, daß bei den *Spiranthes*-Blüten der obere Teil des Fruchtknotens als eine besondere Krümmungsregion differenziert ist, und zwar so, daß deren Krümmung, als eigener Entwicklungsvorgang, gewöhnlich eine bestimmte Größe erreicht, und daß die geotropische Reagierbarkeit hauptsächlich durch den unteren Teil des Fruchtknotens hervorgerufen wird.[1] Die Rückenknickung der *Spiranthes*-Blüten ist also mit der sogen. hakenförmigen Krümmung

1) Unter dem Einfluß einseitiger Schwerwirkung krümmt sich die Knospe, falls sie der dorsokonvexen Krümmung bedarf, sogar bis auf 170° (Fig. 65 a 1, Taf. VII). Die Überkrümmung ist dabei hauptsächlich auf den mittleren und unteren Teil des Fruchtknotens beschränkt, und der obere Teil, wo stets eine Rückenknickung eintritt, beteiligt sich kaum daran. Falls aber die Knospe der dorsokonkaven Krümmung bedarf und die freie Bewegung der Stielbasis vom Deckblatt gehindert wird, so verkleinert sich die Rückenknickung auf 70°–30°, aber niemals mehr, selbst nicht, wenn die Krone noch unten gerichtet ist (siehe z. B. Fig. 55–57, Taf. VI). Die *Spiranthes*-Blüten reagieren ja in abnormen Lagen, weder plagiotrop noch dorsiventral, besonders gut, außer wenn eine freie Bewegung der schlanken Stielbasis möglich ist. Vielleicht ist das deshalb der Fall, weil der Fruchtkörper nur ein kurzes, ovalförmiges Gebilde ist, und weil im Allgemeinen bei der gegebenen Form und Struktur des Organs die Krümmung oder Torsion eine bestimmte Grenze nicht überschreiten kann. Die Ruhelage ist mithin nicht immer erreichbar.

der *Viola*-Blüten (Vöchting '82, S. 136; Noll '85, S. 224; Schwendener und Krabbe '92, S. 74), der scharfen Knickung des Blattstiels an seinem Laminaende der *Lophospermum*-Blätter (Kniep, l. c. S. 45), usw., besser vergleichbar, als mit anderen leicht paratonisch reagierenden Organen. Bei einigen anderen Orchideen sehen wir ähnliche Beispiele.

Aus dem bisher Besprochenen ersieht man deutlich, daß die Drehung der entblätterten Ähren, selbst wenn eine gleichsinnige Wendung der Blüten möglich ist, wie am Klinostat oder beim Zenithwinkel von 0° oder 180°, viel kleiner ausfällt als bei unverletzten Ähren. Wenn ferner die Ähren in geneigten Lagen fixiert werden, so drehen sich die Ähren nur solange, wie die Knospen noch nicht genügend geotropisch reagieren, denn dann wenden sich die frei beweglichen Knospen auf beiden Seiten der Achse aufwärts und zwingen dadurch auch die zugehörigen Polster in die nämliche Richtung. Eine erkennbare Spirale kommt daher niemals vor.

So viel über das Verhalten der entblätterten Ähre in den verschiedenen Reizlagen. Bei der unverletzten Ähre werden die Blüten infolge der Stützwirkung ihrer Deckblätter in ihrer Orientierungsbewegung stark gehemmt; sie werden ferner gezwungen sich ebenso wie die zugehörigen Polster kathodisch zu wenden. So sind also die Entwicklungsvorgänge der Ähre, die wir jetzt einer näheren Betrachtung unterwerfen wollen, je nach den Reizlagen sehr verschieden.

B. Drehung der nicht senkrecht gestellten Ähren.

§ 1. Das Verhalten der Ähre an horizontaler Klinostatenachse.

An der horizontalen Klinostatenachse streben die Knospen, ebenso wie bei den entblätterten danach, sich vermöge ihres autotropischen Eigenwinkelbestrebens sogleich auswärts zu wenden, wobei nebenher eine nastische Rückenknickung stattfindet. Da sie aber vom Blatt gestützt werden, so wird dadurch ihre Bewegung

stark gehindert und die Außenwendung wird erst später ersichtlich. Der 5ᵉʳ Spitzenkontakt kommt dabei aber niemals zustande. Mit der Entwickelung der Ähre neigen sich die Knospen mitsamt den Polstern allmählich kathodisch, wie das bei den entblätterten Ähren der Fall ist. Infolge dieser beiden Bewegungen weichen die Knospen kathodisch von der Mutterachse nach außen ab. Der Abweichungsgrad ist aber je nach der Dicke der Achse, der Größe des Deckblattes sowie dem Wachstumsvermögen der Knospe verschieden, und nimmt im Allgemeinen von unten nach oben allmählich zu. Die Krone ist dabei mehr oder minder zur Mutterachse schief gerichtet (Fig. 46, Taf. VI).

Was nun die Beeinflußung der Wachstumsgröße und der Torsionsgröße am Klinostat anbetrifft, so bin ich auffallender individueller Verschiedenheiten wegen noch nicht imstande näher zu entscheiden, ob dieselben im Vergleich zu denjenigen der aufrechten Ähre beschleunigt werden oder nicht. Die Achsenstreckung scheint zwar meist beschleunigt zu werden, die Drehung ist aber bald stark, bald schwach, so daß sich mit Bezug auf dieselbe noch nichts sicheres sagen läßt.

§ 2. Das Verhalten der Ähre in inversgestellter Lage.

Bei der inversen Lage der Ähre wird der Knospenkontakt meist früher gelockert, und selbst wenn der 5ᵉʳ Kontakt noch entstanden ist, kommt ein wirksamer Spitzenkontakt, wie wir ihn bei der anodischen Wendung aufrecht gestellter Ähren beobachten konnten, nie zustande, weil die Knospen schon vor der scharfen Rückenknickung geotropisch reagierbar und dadurch kathodisch nach oben verschoben werden. Das ist besonders bei den Ähren mit schmalen Deckblättern der Fall (Fig. 56, Taf. VI).

Die Orientierungsvorgänge sind aber, da das Blatt sie erschwert, nicht so einfach wie bei den entblätterten Knospen. Der Fruchtknoten rückt hier anfangs, anstatt sich einfach in der Medianebene gastrokonvex aufzurichten, mit dem Blatt kathodisch aufwärts und seine anodische Flanke liegt nach unten, wobei die Krone schon ziemlich stark geknickt ist. Falls nun das Blatt eine

weitere Aufwärtsbewegung des Fruchtknotens nicht mehr erschwert, so krümmt er sich infolge Konvexwerdens der anodischen Flanke unmittelbar nach oben und erreicht dadurch leicht seine eigene zygomorphe Ruhelage. In diesem Falle wird also die Krümmung annähernd in einer zur Ansatzstelle tangential gerichteten Ebene ausgeführt, und der Krümmungswinkel beträgt höchstens 130°, weil die Ansatzstelle selbst schon passiv stark kathodisch geneigt ist (Fig. 5 a). Die Krone ist dabei nach hinten gewendet (Nr. 2 in Fig. 57b, Taf VI), während sie bei der entblätterten Knospe nach vorn gerichtet sein würde.

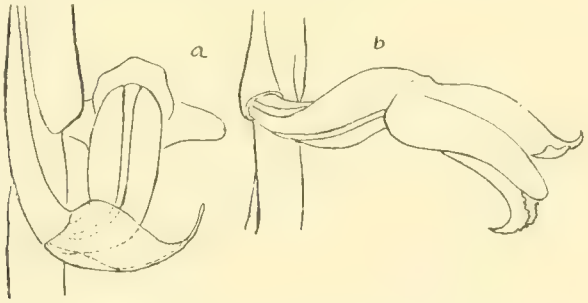


Fig. 14.
Orientierungsbewegung nicht entblätterter Knospen bei inversgestellter Lage der Achse. Bei b ist das Deckblatt beim Skizzieren abgeschnitten.

In der Regel ist aber solche freie Aufwärtskrümmung nicht möglich. Der Fruchtknoten wird im Zenithwinkel von höchstens 50° in seiner Aufwärtsbewegung sistiert oder verharrt sogar bis zum Ende des Blütenperiode in einer nach unten gerichteten Lage (Nr. 1 u. 8 in Fig. 57b, Taf. VI). Trotz solches Hindernisses bleiben aber die Blüten, besonders bei den stark drehbaren Ähren, nicht in der nämlichen schrägzygomorphen Lage, sondern erreichen meist ihre eigene dorsiventrale Stellung. Die Rückenknickung, die anfangs 30°–50° beträgt, schreitet dann auch nicht mehr fort oder geht sogar etwas zurück.

Untersucht man nun bei solchen Blüten den Fruchtknoten, so bemerkt man deutlich, daß seine schmale paraplazentale Rückenleiste von der Seitenfläche an allmählich nach oben gewunden ist. Der Fruchtknoten ist ja an seinem basalen Teil meistens

gegen 90° gedreht (Fig. 14. b). Die Krone ist hierbei von der Ansatzstelle an kathodisch seitlich gerichtet, eine Kronenrichtung, die im letzt erwähnten Falle nach hinten, und bei der entblätterten Knospe nach vorn gerichtet ist. In Wirklichkeit gehen natürlich diese drei Fälle allmählich in einander über, und je nach dem Hinderungsgrad von seiten des Blattes, dem Orientierungsvermögen der Blüten und der Drehbarkeit der Achse, haben die Blüten ein verschiedenes Gepräge. Selbst bei Blüten einer und derselben Ähre kann also das Verhalten sehr verschiedenartig sein (Fig. 57b, Taf. VI.)

Wenden wir uns jetzt der Torsionsgröße der inversgestellten Ähre zu. Im Allgemeinen hängt die Drehbarkeit natürlich von dem Wachstums- und Massenverhältnis des Polsters und des Zentralzylinders ab, sei die Ähre invers oder aufrecht gestellt (vgl. S. 77). Bei der dickzylindrischen Achse ist die Drehung sehr gering, während sie bei der schlanken stark ist und bei ihr das spiralige Aussehen der Ähre sehr deutlich hervortritt (Fig. 57, Taf. VI). Im Vergleich zur aufrecht gestellten Ähre ist aber die Torsion ziemlich klein, und es kommen niemals Fälle vor, die sich bis zur geraden Linie auflösen. Der Hauptgrund dafür scheint im Wachstumsverhältnis der inneren und äußeren Zellschichten des Polsters zu liegen, weil dessen äußere Schicht mit der Auswärtswendung der Knospe ihre Streckung stark vermindert, und weil sie dadurch notwendigerweise die Achsendrehung beeinflußt. Ob aber die Wachstumsvorgänge der äußeren Schichten ausschließlich durch eine mechanische Wirkung herbeigeführt werden, oder ob eine tonische Wirkung der Blüte dabei auch eine Rolle spielt, muß vorläufig dahin gestellt bleiben.

Die Wendungsrichtung der Blüten ist aber, wie erwähnt, nicht ganz nach auswärts, sondern mehr oder minder kathodisch gerichtet, und diese tangentialschiefe Wendung scheint mehr oder minder die Torsion zu verstärken. Wo die Blüte sich in abwärts gerichteter, gezwungener Lage befindet, findet auch nur eine schwache Drehung des zugehörigen Internodiums statt (Nr. 8 u. 12 in Fig. 57 b, Fig. 53 A, Taf. VI), und umgekehrt. Man ist daher wohl berechtigt zu sagen, daß die laterale Bewegung der

Blüten das Schiefwerden des Polsters und somit auch die Drehung der Achse korrelativ verstärkt. Daß bei der dickzylindrischen Achse die Drehung schwächer ausfällt, ist also auch zum Teil dem Bewegungsvermögen der Blüten zuzuschreiben.

Daß das Schiefwerden des Polsters die Drehung der Achse beschleunigt, ist auch mit der Verschiedenheit der Zugwirkung zu erklären. Ist das Gewicht, welches zur Verhinderung der Afuwärtskrümmung hinzugefügt worden ist, im Vergleich zur Dicke der Achse zu klein, so wird bei der Lateralbewegung der Blüten das Polster mit der Achse leicht in der Weise beeinflußt, daß eine stark aufgelöste Ähre mit gewundener Achse die Folge ist. Fig. 53, Taf. VI veranschaulicht ein solches Beispiel. (Das Gewicht betrug 1.4 gr). Ist hingegen das Gewicht relativ schwer, so wird das Polster zusammen mit der Achse stark gedehnt, und die Neigung derselben, und infolge davon auch die Achsendrehung, wird dadurch stark beeinträchtigt. Diese Erscheinung ist also am schlankeren oberen Teil der Ähre deutlicher nachweisbar als am dickeren, basalen Teil, wie das folgende Beispiel zeigt.

Zwei annähernd gleiche Schwesterähren, deren Knospenzahl 33 (a) resp. 34 (b) betrug, wurden am 25. Juni in eine inverse Lage gebracht. 6 resp. 5 Knospen waren dabei schon in aufrechter Lage aufgeblüht. Die Länge der Ähren betrug 4.4 resp. 4.3 cm. An die eine wurde dann ein Gewicht von 9.6 gr und an die andere ein solches von 1.4 gr befestigt. Die Streckung und Drehung der Ähren 12 Tage später, am 7. Juli, waren folgendermaßen (Fig. 52, Taf. VI):

Tabelle IX.

Nummer der Ähren in Fig. 52, Taf. VI.	a (9.6 gr)						b (1.4 gr.)					
Nummer der Blüten, die annähernd auf derselben Seite der Achse standen wie Nr. 1.	1	6	12	17	22	Spitze	Sum.	1	7	13	21	Spitze	Sum.
Zahl der Blüten in je einem Umlauf.	5	6	5	5				6	6	8			
Länge der Achse „ „ „ „ in mm.	18.5	19	21	19 5	27	105		25	18	23.5	21.5		88
Durchschnitt der Länge pro Internodium	3.7	3.2	4.2	3.9				4.2	3	2 9			

Wie man sieht, sind die Internodien der stark gezogenen Ähre, deren Länge in der aufrechten Lage nach der Spitze zu allmählich abnehmen sollte, im 3ten und 4ten Umlauf stärker gedehnt worden als im 2ten, während die Zahl der Blüten keine Zunahme zeigt. Bei der schwach gezogenen Ähre dagegen nimmt die Länge der Internodien allmählich ab, und die Zahl der Blüten nimmt pro Umlauf im Vergleich zur normalen aufrecht stehenden Ähre deutlich zu.

Nach Hering ('04) sollen die inversgestellten Organe, sei es Stengel oder Wurzel, im Vergleich zu normalen in ihrem Wachstum gehemmt werden. Ob das auch bei der *Spiranthes*-Ähre der Fall ist oder nicht, ist mir wegen der auffallenden individuellen Verschiedenheiten nicht gelungen festzustellen. Es scheint sich aber hier die Ährenachse ziemlich anders zu verhalten als bei den gewöhnlichen orthotropen Organen, weil die gesamte Wachstumsgröße der Achse stets von der Streckung und Neigung der Polster abhängt, und die letzteren wieder von der Orientierungsbewegung der Blüten sekundär modifiziert werden. Die Art und Weise der Beeinflußung sollte demnach je nach den Ähren sowie nach der Größe der Zugkraft verschieden sein.

§ 3. Das Verhalten der Ähre in horizontaler Lage.

Bei der Horizontalstellung der Ähre streben die Knospen danach ihren Fruchtknoten, sobald sie beginnen geotropisch zu reagieren, aufwärts und damit die Krone horizontal zu richten, wie das bei den entblätterten Ähren zu sehen ist. Da aber die Knospen von den Blättern gestützt werden, so ist die Bewegung nicht immer leicht ausführbar. Ferner verändert sich die Reizlage der Blüten infolge der Drehung des unteren Teils der Achse vor und während der Orientierung stets mehr oder minder, und umgekehrt wird auch die Drehung der Internodien von der Bewegung der zugehörigen Blüten beeinflußt. Die Blütenspirale wird also je nach dem Falle ziemlich modifiziert.

Die nicht stark drehbaren sowie die in ihrer Drehung verhinderten Ähren verhalten sich ähnlich wie die entblätterten (Fig.

58 d u. d', 59 d, Taf VII ; Fig. 50 u. 51, Taf. VI). Die oben befindlichen Knospen orientieren sich dabei natürlich an Ort und Stelle. Die Horizontallage der Krone wird aber nicht immer erreicht, weil die Aufwärtsbewegung des Fruchtknotens vom Blatt gehindert wird (Fig. 58 d', Taf. VII). Die Kronen sind hierbei von oben gesehen etwas kathodisch geneigt, der diaskope Winkel wird aber infolge der gegenseitigen Wirkungen mit den nebenstehenden Blüten mehr oder minder verändert. Die kathodisch seitlich gestellten Blüten rücken infolge der Verhinderung von seiten der oberen Knospen, indem sie sich auf ihren Stiel und ihre Krone stützen, rotierend nach oben, wie das bei den entblätterten Ähren der Fall ist. Der Fruchtknoten weicht dabei, zumal bei den ursprünglich weit unten stehenden Blüten, vom Blatt seitlich ab (Nr. 1 u. 4. in Fig. 58 d', Taf. VII). Die anodisch stehenden Blüten gleiten mit einer Flanken- oder Rückenkrümmung nach oben, weil ihre Kronenspitze nach oben freie Bewegung hat und keine Hindernis erleidet. Die Krone richtet sich dabei um so mehr basiskop, je weiter sie nach unten steht. So hatten z. B. bei der Ähre Fig. 58 d, Taf. VII die Blüten von einer 3^{er} Zeile 3, 6, 9, 12, 15,....., die zur jüngeren Zeit der Ähre schief nach rechts an der anodischen Seite herabliefen, im fertigen Zustand ihre Krone allmählich basiskop gerichtet. Die kathodisch unten befindlichen Blüten blühen meist auf der Stelle auf, ohne irgend welche Veränderung zu erfahren, weil ihre Kronen von der Achse in ihrer Aufwärtswendung aufgehalten werden. Sie sind hierbei in der Flankenstellung mit scharfer Rückenknickung ersichtlich. (Nr. 16 in Fig. 59, Taf. VII). Das spiralige Aussehen verschwindet bei solchen Ähren gänzlich (Fig. 50 u. 51, Taf. VI ; Fig. 58 d, Taf VII).

Bei den stark drehbaren Ähren ist aber das Verhalten ziemlich veränderlich. Die Blüten werden während ihrer Orientierung infolge der Drehung von einigen unteren Internodien passiv in verschiedene, günstige oder ungünstige, Lagen gebracht. Falls sie zur Zeit ihrer lebhaften Orientierung unterhalb der Achse stehen, so wird ihre Aufwärtsrückung gänzlich verhindert und sie blühen schließlich in der Flankenstellung auf (Nr. 8, 14 u. 23 in Fig. 59

a, Taf. VII). Sind sie aber zur Zeit etwas anodisch verschoben, so haben sie das Bestreben ihre Krone durch Aufwärtskrümmung und Dorsinastie horizontal zu richten. Sie wenden sich dabei basiskop (Nr. 7, 13 u. 22. in Fig. 58 a, Taf. VII). Stehen sie hingegen zur Zeit noch kathodisch, so streben sie danach sich durch Aufwärtsbewegung des Fruchtknotens zurückzubiegen. Da sie aber vom Blatt gestützt werden, so drücken sie stark gegen das letztere. Die Drehung der zugehörigen Internodien wird dadurch rückgängig gemacht, und die Rückenknickung wird auch ziemlich verkleinert. Die Kronen richten sich dabei akroskop (Nr. 9, 16 u. 25 in Fig. 59 a, Taf. VIII).

Was nun die im fertigen Zustand oben an die Achse gelangenden Knospen anbetrifft, so befinden sie sich zur Zeit ihrer lebhaften Orientierung auf der kathodischen Seite der Achse vermöge ihres Stützblattes noch in eine Flankenstellung, wobei die Krone sich schon infolge der Rückenknickung über die Achse hinaus gewendet hat(Nr. 34 u. 35 in Fig. 58 a, Taf. VII). Sie richten sich dann infolge Konvexkrümmung der Lateralflanke mit dem Blatt unmittelbar aufwärts, und die Krone wird diaskop (Nr. 28 u. 29 und dann 17–20 in Fig. 58 a). Da diese Bewegung vermittelst des Blattes für die Achsendrehung ein starkes Tangentialmoment liefert, so ist auch der Auflösungsgrad der Ähre an solchen Stellen am größten, während er bei den weiter unten stehenden Blüten immer kleiner wird.

Die Grundspirale sowie auch die Blütenspirale werden damit augenscheinlich zergliedert. Die Wendungsrichtung der Krone innerhalb eines jeden Umlaufs ist hierbei auf der kathodischen Seite der Achse anfangs akroskop, dann wird sie weiter nach oben allmählich kathodisch diaskop. Auf der anodischen Seite der Achse ist die Wendungsrichtung immer basiskop, während sie bis zum nächsten Umlauf wieder akroskop wird. Bei einer schwach drehbaren, zusammengedrängten Ähre gehen diese Übergangsvorgänge infolge der gegenseitigen Druckwirkung der Krone stets ohne Abstufungen vor sich (Fig. 58. d.)

Weil die Aufwärtsbewegung ausschließlich vermittelst des Fruchtknotes ausgeführt wird, so ist eine Zergliederung der Spirale auch bei der entkrönten Ähre deutlich zu konstatieren (Fig. 48,

Taf. VI), während sie bei der entknospeten Ähre nicht bemerkbar ist (Fig. 49, Taf. VI).

Wenn das Bewegungsbestreben des Fruchtknotens nicht lebhaft ist oder wenn das Blatt ein starkes Hindernis bietet, so können die Kronen natürlich nicht leicht ihre Horizontallage erlangen. Die Ähre ist dann mit nach allen Seiten gleichmäßig verteilten Blüten ersichtlich, und die Einseitswendigkeit der Blüten, wie wir sie bei entblätterten Ähren festgestellt haben, verschwindet beinahe (Fig. 58b u. 59 b, Taf. VII).

Bei der horizontalen Lage der Ähre streckt sich die Achse ungeachtet eines hinreichenden, künstlichen Hinabziehens nicht stark in die horizontale Richtung, weil das Wachstum der oberen Seite bekanntlich nicht lebhaft ist, die Achse aber stets eine gerade Richtung beibehält. Und diese Tatsache würde vielleicht als der Hauptgrund dafür anzusehen sein, daß die Auflösung der Ähre in der erwähnten Lage, verglichen mit einer aufrechten, nicht so stark vor sich geht. Fig. 69 und 70, Taf, VII geben Beispiele hierfür.

Zwei Schwesterähren, in denen die Anzahl der Blüten 38 (a) resp. 42 (b) betrug, wurden am 20 Juni in eine horizontale Lage gebracht. Die eine (a) wurde vermittelst eines Fadens und daran befindlichen Gewichtes von 9.6 gr gezwungen in dieser Lage zu bleiben, während die andere (b) sich nachher wieder ungehindert frei nach aufwärts entwickeln durfte. Die Wachstumsgröße in zwei sukzessiven Wochen war folgendermaßen.

Tabelle X.

Nummer der Ähre in Fig 69 u. 70. Taf. VII	Länge bei Beginn (20. Juni.)	Differenz	Länge nach einer Woche (27. Juni)	Differenz	Länge nach der 2ten Woche (4. Juli.)
a (horizontal)	59	9	60	12	72
b (aufrecht)	53	27	80	32	112

Diese Wirkung ist bei einer schwach drehbaren Achse besonders deutlich, bei einer stark drehbaren ist sie aber nicht so

namhaft, weil bei der Drehung andere Seiten sukzessiv nach unten gerichtet werden. Im erwachsenen Zustand ist aber die untere Seite stets mit Wucherungen ersichtlich (Fig. 51, Taf. VI; Fig. 59, Taf. VII), die eine geotrophische Volumenzunahme des unteren Polsters zeigen (vgl Bücher '06, S. 275).

§ 4. Das Verhalten der Ähre in den geneigten Lagen.

In den geneigten Lagen verhalten sich die Ähren nicht wesentlich anders als in den bisher besprochenen. Sie stellen nur die Übergangsformen der drei Fälle, bei denen die Zenithwinkel der Achse 0°, 90° und 180° betragen, vor. Je mehr die Achse vom Horizont abweicht, um so weniger wird die Achsenstreckung sowie die Auflösung verhindert, und um so geringer wird auch die Zergliederung der Spiralen, weil das Orientierungsverhältnis der Blüten gegen den Zenith immer gleichmäßiger wird. Die Zahl der Blüten, die innerhalb eines Umlaufes stehen, vermehrt sich damit, obwohl sie je nach der Drehbarkeit der Achse ziemlich verschieden ist. Nur bei stark abwärts geneigten Lagen verhalten sich die Blüten je nach den Seiten der Achse etwas anders, weil die Fruchtknoten vor der Orientierung in einem Winkel von ungefähr 20° radial- sowie tangentialschief zur Achse geneigt sind, während ihre Kronen infolge der Rückenknickung sich schon nach einwärts neigen.

Bei einer Achsenneigung von 175° (Fig. 66 u. 67, Taf. VII) bleiben z. B. die kathodisch unten stehenden Blüten in einer abwärts-inversen Lage meist ungerückt, weil ihre Fruchtknoten ihrer ursprünglichen Neigung wegen ziemlich stark abwärts gerichtet sind, und weil deren geotropisches Aufwärtsbestreben leicht vom Stützblatt verhindert wird, während die Kronen infolge der Knickung schon dorsokonvex nach aufwärts gerichtet sind (Nr. 17 in Fig. 66 u. 67). Bei den kathodisch-seitlich gestellten Blüten ist aber die Neigung des Fruchtknotens geringer und der Achsenwinkel desselben wird mit seiner Aufwärtsbewegung immer größer Die schon fortgeschrittene Rückenknickung wird infolgedessen wieder zum Teil rückgängig gemacht, und die Krone bleibt in einer

schief abwärts gerichteten Lage (Nr. 22, 13 u. 9). Die auf der anodischen Seite befindlichen Blüten rücken dagegen infolge Konvexkrümmung der Lateralflanke schief vom Blatt auswärts und kommen allmählich in eine Flankenstellung, wobei die Rückenknickung sich auch schon mäßig geltend gemacht hat (Nr. 21, 16 u. 12). Die dorsiventrale Regulierung wird aber bei ihnen meistens nicht völlig erreicht.

Bei einem Zenithwinkel von 150° erlischt die gezwungene Lage und die Aufwärtsbewegung des Fruchtknotens wird immer kräftiger und deutlicher. Die Blüten nähern sich nun immer mehr ihrer Dorsiventrallage, außer wenn sie durch eine lebhafte Drehung der Achse sekundär gezwungen werden, sich anders zu orientieren (siehe z. B. Nr. 6, 7, 13, 14, 20 u. 21 in Fig. 62a, Taf. VII).

Mit Annäherung an die Horizontallage wird die Achsenstreckung und -drehung immer kleiner, so daß die Blüten auch immer mehr zusammengedrängt werden. Die Orientierung der Blüten, dorsiventral sowie klinotrop, wird aber immer leichter ausführbar, weil die Aufrichtung des Fruchtknotens immer früher vor sich geht, außer wenn sie von der Achse oder von den nebenstehenden Blüten in ihrer Bewegung sekundär gehindert werden.

Schon bei einem Zenithwinkel von 60° (Fig. 68, Taf. VII) sind die meisten Blüten annähernd in ihrer eigenen Lage ersichtlich, und bei einem solchen von 45° (Fig. 64, Taf. VII) ist kein Hindernis mehr vorhanden. Die Zergliederung der Spirale ist aber noch bei einem Zenithwinkel von 15° sichtbar.

Bei den meisten epiphytischen Orchideen wird die Orientierung, wie ich an anderer Stelle erörten möchten, mit Vergrößerung des Zenithwinkels immer leichter ausgeführt, und häufig kommen sogar verschiedene spezielle Einrichtungen vor, ihre Ährenachse nach abwärts zu richten, während hier bei *Spiranthes*, sofern die Blüten von Deckblättern gestützt werden, das ganz umgekehrt ist. Die *Spiranthes*-Ähre bildet ja einen besonderen Typus unter den zahlreichen Orientierungsformen der

Orchideen, welch erstere sich durch starke Rückenknickung und Aufwärtsbewegung ausgezeichnet.

VII. Allgemeines und Rückblick.

Bei den vorliegenden Untersuchungen handelt es sich hauptsächlich um die Blattstellung, die Wachstumstorsion und die Orientierungsbewegung, die alle schon von zahlreichen Forschern mehrfach untersucht wurden. Wir wollen im Anschluß an unsere Untersuchungen dieselben noch einmal behandeln.[1]

A. Blattstellungslehre.

§ 1. Historisches.

Die regelmäßigen Anordnungen der Seitenorgane sind seit Bonnet, Schimper, Braun, Gebrüder Bravais, u. A. ein spezielles Untersuchungsobjekt geworden. Allein die Organstellungen wurden damals als gegebene Punktsysteme, wie Quincunx, Spiralschaaren, usw., hauptsächlich vom idealistischen und teleologischen Standpunkte aus betrachtet, ohne die Entwicklungsvorgänge der Seitenorgane näher zu untersuchen. (Näheres vgl. man Schwendener '78, De Candolle '82.) Erst Hofmeister hat durch Beobachtungstatsachen dem Zustandekommen der Blattstellung ein mechanisches Moment hingefügt, indem er sagt: „Das Auftreten der neuen seitlichen Sprossungen über der weitesten der Lücken zwischen den nächstbenachbarten älteren gleichartigen Sprossungen derselben Achse ist eine Erscheinung von nahezu vollständiger Allgemeinheit" ('68, S. 508), was man heute als Raum-Anschlußtheorie bezeichnet. Verschiedene Theorien der Blattstellung,—zumal die Spiraltheorie der Entwicklung, die damals unter anderen vorherrschte,—wurden dann infolge der zahlreichen Beobachtungen von Hofmeister (l. c. S. 482), Goebel ('68, S. 353), Sachs ('82, S. 600 ff.), Schwendener (l. c. S. 48, 52), u. A. als ganz unbegründet nachgewiesen.

1) Was die Orientierungsbewegung der Pflanzenorgane anbetrifft, so wird davon an anderer Stelle die Rede sein.

Die Blattstellungslehre wurde aber erst durch Schwendener in eine neue Bahn gelenkt. Was zunächst die mathematische Seite seines Werkes anbetrifft, so ist besonders zu betonen, daß er bei Behandlung der Stellung, anstatt des fast idealistischen Punktsystems, das Zirkelsystem benutzte.[1] Weil der Anschluß der Organe notwendig ihre bestimmte Größe voraussetzt, so steht natürlich das Zirkelsystem und dgl. im näheren Zusammenhang mit der Anschlußtheorie. Die Tatsachen, daß bei den meisten regelmäßigen Blattstellungen die Divergenzen sukzessiver Organe denen der rechtwinklig tangierenden Kreise auf der Zylinderfläche und dgl. entsprechen, deuten aber mit Sicherheit darauf hin, daß das Zirkelsystem für die Beschreibung der Blattstellung besonders geeignet ist. Zudem steht auch die relative Organgröße, die notwendigerweise dem Zirkelsystem zugehört, mit den Blattstellungsarten und deren Divergenzen im bestimmten Zusammenhang, und sie ermöglicht ferner eine mathematische Erklärung betreff des Zustandekommens verschiedener Stellungen.[2] Das Zirkelsystem ist demnach, obwohl es nur ein Symbol ist, im Vergleich zu dem Punktsystem das beßere, da das letztere vermittelst der Divergenzen und der Zahl der konjugierten Zeilen einfach die gegebenen Stellungen beschreibt. Die mathematische Seite der Blattstellung wurde dann durch Delpino (der die Stellung mit Kugelsäulen darstellte), Church (der die Phyllotaxis auf der Ebene repräsentierte), u. A. immer mehr erweitert. Alle diese Behandlungen wurden aber neuerdings von Iterson ganz verallgemeinert und weiterhin neu bearbeitet. Er behandelte nicht nur die Zirkel auf der Zylinderfläche, sondern auch diejenigen auf der Ebene und der Kegelfläche, die horizontale Projektion der letzteren (das Folioidensystem), die Kugelsäulen, die Kugeln auf der Kegelfläche, usw., deren botanische Anwendungen praktisch systematisiert wurden.

1) Airy ('73 S. 176) versuchte zwar schon im Jahre 1873 durch Drehung von Kugeln, welche an den beiden Seiten eines Kautschuklandes in alternierender Anordnung befestigt waren, verschiedene Blattstellungen zu erklären.

2) Es fehlt uns aber noch eine mathematische Erklärung über das Zustandekommen der zahlreichen Nebenreihen aus den Hauptreihen.

Was nun die botanische Seite der Blattstellung anbelangt, so war Schwendener der Meinung, daß die in der freien Natur vorkommenden Blattstellungen nicht allein diejenigen der ursprünglich nach der Anschlußregel angeordneten Seitenorgane darstellen, sondern daß die Stellung sich nach ihrer Entstehung infolge von jeweilig obwaltenden Wachstumsverhältnissen nach bestimmten Regeln verschieben könne, wie sich das vermittelst eines Modells konstatieren läßt. Er setzte dabei den Kontakt der Organe als sicher voraus, für die ersten Anlegungsmechanismen der Organe gab er aber keine Erklärung. Manche lehrreiche und interessante Probleme der Blattstellung sind dann von Schwendener und von seinen Schülern, Teitz, Weisse, Rosenplenter, Seckt, Reisering, u. A. aufgeklärt worden, während auf der anderen Seite zahlreiche kritische und suggestive Untersuchungen von Schumann, Raciborski, Vöchting, Rosenvinge, Jost, Winkler, u. A. ausgeführt worden sind.

Es ist klar, daß die so mannigfaltigen Stellungscharaktere der Pflanzen sich nicht mit nur einer Theorie erklären lassen. Zahlreiche Faktoren wirken beim Zustandekommen bestimmter Stellungen mit oder demselben entgegen. Da wir aber keine wesentliche Kenntnis davon besitzen, wie die Organe entstehen, so ist es auch nicht zu erklären, warum die Organe in dem einen Falle im Anschluß an die bereits vorhandenen Organe, und im anderen nicht im Anschluß an dieselben angelegt werden. Soweit aber die Organe nach der Anschlußregel gebildet werden, unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß die Raumverhältnisse dabei eine maßgebende Vorbedingung sind. Weil nun aber beim Anschluß ein wirklicher, stereometrischer Kontakt der Organe nicht notwendig ist, so ist die Frage, ob der Kontakt wirklich vorhanden ist oder nicht, von keiner wesentlichen Bedeutung, außer wenn das plastische Wachstum der Anlagen oder die mechanischen Verschiebungen der gebildeten Organe in Betracht kommen. Verschiebungen, deren Vorkommen aber mit Ausnahme einiger weniger Fälle noch näherer Untersuchung bedarf.

Nach alledem ist die Blattstellung, wie Winkler sich ausdrückt ('03, S. 541), „ein außerordentlich komplizierter Vorgang,

der sich unter Abhängigkeit von einer ganzen Reihe verschiedener Faktoren vollzieht, bei dem also weder die äußeren noch die inneren Gründe allein zu berücksichtigen sind." Es ist und bleibt ein weiteres Problem, die obwaltenden Faktoren der Blattstellung verschiedener Pflanzenarten und -gattungen näher zu analysieren. Da nun bei den vorliegenden Studien über die Drehung der *Spiranthes*-Ähre einige Untersuchungspunkte mit dieser Lehre in Berührung kamen, so seien an dieser Stelle noch einige andere Beobachtungen bezüglich der Belagstellung hinzugefügt.

§ 2. Die Entstehung des Blattes bei *Spiranthes*, und das Bildungszentrum.

Die wahre Andeutung der Blattanlage wird bei der Infloreszenzachse von *Spiranthes* erst an derjenigen Stelle nachweisbar, die von der Kegelspitze nicht weit entfernt und zur Achse in einem Winkel von 20° bis 45° geneigt ist (Fig. 22, 23 u. 31 B_3, Taf. II). Der Scheitelwinkel der Kegelfläche beträgt also an jener Stelle 40° bis 90°. Die Anlage wird zunächst durch die perikline Teilung der subepidermalen Zellschicht deutlich gekennzeichnet (3333 in Fig. 31),[1] und sie wölbt sich dann allmählich nach außen heraus. Die obere Hälfte der Anlage ragt dann als wirkliches Blattgebilde aus der Stammfläche hervor, während die untere Hälfte als künftiges Polster schief an der Stammfläche hinabläuft. Der obere Rand der Organanlage wird somit zuerst von der Kegelfläche unterschieden, während ihre beiden Seitenränder wegen des Breitenwachstums erst etwas später bestimmt werden (13 u. 15 in Fig. 21, Taf. II). Ihr unterer Rand ist von der Stammfläche kaum zu unterscheiden (B_2—S in Fig. 31). Mit Querfaltung und Querverbreitung der Anlage sowie mit der Dickenzunahme des Kegels wird das Primordium allmählich invers-dreieckig. Ein wirklicher stereometrischer Kontakt der Blattgebilde läßt sich auch erst später bemerken, wobei die Primordien sich als halbbecherförmige Körper über die Stammfläche hinaus entfalten, und wobei

1) Es gibt am Vegetationscheitel von *Spiranthes* keinen scharfen Unterschied der Periblem- und Pleromschichten.

die Blütenanlagen schon in ihren Achseln bemerkbar sind (0, 2, 3 u. 5 in Fig. 21).

Dieser Entwicklungsvorgang des Blattes beweist schon, daß das gesamte Areal eines Seitenorgans nicht auf einmal von der Stammfläche differenziert, sondern daß vom wirklichen Anfang der Zellteilung bis zur Vervollkommnung des Organumrisses ein bestimmter Zeitinterval vorhanden ist. Den am frühsten gebildeten Teil, mit welchem der Mittelnerv in der Regel zusammenfällt, möchten wir mit Schwendener ('95, S. 651) als Bildungszentrum bezeichnen.

§ 3. Organumriß und Organgröße.

Der Organumriß an der Stammfläche ist natürlich je nach den Organen verschieden. Bei den Blütenknospen kann er von dem übrigen Areal—Stammfläche und Deckblätter—schon früher unterschieden werden (Fig. 22 u. 26, Taf. II), bei den Scheidenblättern aber verwandelt sich der untere noch nicht individualisierte Teil der Anlage durch lebhafte Zellteilung und Faltung zur Scheide des 1^er^ unteren Blattes, und der 2^er^ Kontakt wird dadurch gänzlich aufgehoben.[1] Es kommt sozusagen eine Doppelberindung vor. Natürlich stellt dieses Areal, sei es berindet oder nicht (vgl. Potonié '02, S. 502; Čelakovský '01, S. 79 u. '02, S. 36; Tobler '02, S. 99), nur die nachherige Stammfläche, und nicht das eigene Blattgebilde jeder Anlage dar. Es ist jedoch sicher, daß der untere Rand jeder Anlage länger in einem nicht individualisierten Zustand bleibt als der obere. Mit anderen Worten, der obere Rand der Blattanlage wird, trotzdem die Bildungstätigkeit des Vegetationsscheitels akropetal fortschreitet, früher ausgebildet als der untere, welcher sich weder in rein geometrischer Hinsicht,[2] noch in der Differenzierungsweise der Zellen scharf von der eigenen Stammfläche unterscheiden läßt.

1) Vgl. Iterson '07, S. 234. Bei *Pinus*-Arten wird die Individualität des Polsters trotz maßiger Breitenzunahme gut bewahrt, so daß ein Überwolbungskontakt die Folge ist (Jost '99, S. 207).

2) Weil die Blattgebilde unmittelbar aus der Stammfläche nach oben herauswachsen (vgl. Iterson, '07, S. 234). Bei den halbkugeligen Hoekern, die etwa senkrecht aus der Stammfläche herausragen, wie die Blüten von Kompositenkopfen, Aroidenkolben, usw., scheinen alle Ränder in dieser Hinsicht ganz gleich zu sein.

Die Form des Organs wird somit vermöge der eigenen Ausgestaltung sowie im Zusammenhang mit dem Längen- resp. Dickenwachstum der Stammachse in der Oberflächenansicht verschiedenerweise verändert. Falls dabei ein ungleichmäßiger Außendruck mitwirkt, wird nicht nur dessen fertige Gestalt, sondern auch die Stellung selbst sekundär verändert (siehe unten).

Die Organgröße, die man tatsächlich bei Querschnitten beobachtet, entspricht nicht der relativen Organgröße, und kann daher auch für die theoretische Betrachtung der Stellungsverhältnisse nie maßgebend sein.

§ 4. Anschluß und Dédoublement.

Weil die Bildungstätigkeit allmählich akropetal fortschreitet, so ist es begreiflich, daß jedes neue Organ, soweit das Bildungsbestreben ununterbrochen vorhanden bleibt, stets an der tiefsten Stelle der jeweilig übrig gebliebenen Bildungszone angelegt wird. Die schon gebildeten Organe bedingen also den Entstehungsort der neuen Anlage wenigstens im räumlichen Sinne. Ob ferner ein rein physikalischer Faktor auch ein veranlassendes Moment sein kann oder nicht, ist noch nicht nachgewiesen.

Es wurde zwar von Hofmeister ('68, S. 508) die Meinung geäußert, daß das Auftreten der neuen seitlichen Organe über der weitesten der Lücken zwischen den nächstbenachbarten älteren Genossen durch den Dehnbarkeitsunterschied der Epidermiswandungen veranlaßt wird, und zwar deshalb, weil die genannte Stelle gegen das Bestreben zur Bildung einer neuen Ausstülpung den geringsten Widerstand leistet, während auf denjenigen Teil der Außenfläche, welcher den Grenzen der letztentstandenen Sprossungen am nächsten liegt, am stärksten dehnend und zerrend eingewirkt wird. Ob solche Spannungsdifferenzen in den Epidermiswandungen wirklich vorhanden sind oder nicht, ist jedoch noch nicht bewiesen (vgl. auch Raciborski, '79, II, S. 107). Diese Annahme steht vielmehr mit der Entstehung des Dédoublements zweiter Art (vgl. S. 40) im unmittelbaren Widerspruch ; denn die Anlage erhebt sich dabei nicht im Anschluß an die unteren

Organe, sondern sie erhebt sich über der größeren Lücke, wo nach Hofmeister die Membran schon viel dehnbarer sein sollte, als die der normalen Lücke.

Das auf der Seite der schon gebildeten Anlagen übrig gebliebene Areal, sei es größer als die Anlage wie beim Dédoublement, oder kleiner wie beim gewöhnlichen Fall, scheint, trotzdem es die neutrale Bildungszone unmittelbar fortsetzt, nie dem Entwicklungsareal des neuen Blattes zugewandt, während es später als Areal für die Breitenzunahme des Blattes oder für die Anlegung der Blütenknospe dient. Das übriggebliebene Areal muß demnach schon eine bestimmte Veränderung erfahren haben, und zwar derart, daß es sich nicht mehr als neutrale Bildungszone verhalten kann; es ist sozusagen eine Bildungszone zweiter Ordnung. Rein physikalisch ist dies nicht erklärbar (vgl. auch Jost '08, S. 408). Bei der Superposition und den meisten Fällen von Quirlstellungen, wo die Anschlußregel nicht der Fall ist, ist auch die physikalische Erklärung nicht stichhaltig (vgl. unten). Die räumliche Beschränkung und das Bildungsbestreben, welch letzteres noch näher zu analysieren ist, scheinen vollkommen auszureichen, um die Anschlußregel zu erklären.

Es ist eine Beobachtungstatsache, daß die Zellteilung, vermittelst welcher das Organ von der Stammfläche differenziert, nicht akropetal von dessen unterem Rand, sondern sprungweise an einer bestimmten Stelle oberhalb der schon gebildeten Organe beginnt, die wir als Bildungszentrum bezeichnet haben. Jedes neue Organ scheint demnach erst dann zu seiner Entstehung veranlaßt zu werden, wenn die neutrale bildungstätige Zone mit der akropetalen Entwicklung der Stammfläche eine bestimmte Höhe oder ein bestimmtes Areal erreicht hat. Die Anlegungsweise des Organs ist dann bloß so aufzufassen, daß es stets im Anschluß an bereits vorhandene an der tiefsten Stelle der Bildungszone angelegt wird, als ob man Kreise anhäuft.

Diese Kreise haben natürlich das Bestreben, sich als einheitliches Ganze von dem umgebenden Areal zu unterscheiden. Sie sind sozusagen eine Wirkungssphäre der Individualität. Ihre Wirksamkeit sowie ihr nachheriges Verhalten sind aber je nach

den Seiten des Organs nicht gleich. Unten werden sie von Anfang an von der Unterlage begrenzt, oben unterscheiden sie sich scharf von der Stammfläche sowie auch von den oberen Anlagen,[1] seitwärts aber können sie, falls zwei Anlagen sich miteinder berühren oder überdecken, und zwar je früher, desto leichter, miteinander verwachsen.

Wenn sich nämlich etwa gleich tiefe Lücken infolge der Unregelmäßigkeit der Unterlagen dicht nebeneinander befinden, oder wenn eine größere Lücke unmittelbar in die Bildungszone übergeht, so kommen zwei oder mehrere Anlagen oberhalb der genannten Lücke oder Lücken gleichhoch zu stehen, und dann kommt je nach ihren Abständen ein kongenitales Dédoublement von verschiedenem Grad vor.[2] Die Sphäre muß demnach an den Seiten sehr unwirksam und undeutlich sein. Daß eine breitere Lücke stets vereinzelte Höcker anlegt, weist auch darauf hin, daß die Wirkungssphäre eine bestimmte Größe nicht überschreiten kann.

Nicht nur an den ursprünglich gegebenen Anlagen, sondern, auch infolge sekundärer Breitenzunahme können sich die Ränder miteinander vereinigen. Die Verwachsung sukzessiver Blattränder, welche an die bei der Zwangsdrehung erinnert, kommt somit auch bei den Stengelblättern von *Spiranthes* nicht selten vor (Fig. 20 a, Taf. IV). Die Doppelberindung ist auch in dieser Hinsicht nichts anderes als die Verwachsung des einen Blattrandes mit dem Blattkissen des neben ihm stehenden Genossens. Bei den höckerartigen Organen, wie Blütenknospen, usw. kommt aber solche nachherige Verwachsung niemals zustande. Daß bei *Spiranthes* häufig ein Dédoublement vorkommt, dessen Deckblätter stark verwachsen sind, während die Blütenknospen bis zur Basis ganz isoliert blieben, beruht darauf, daß das Deck-

1) Es kommt aber nicht selten, besonders in den Blüten, sofern ihre Oberflächen von gleicher Beschaffenheit sind, eine seriale Verwachsung der Organe vor (vgl. Hofmeister, '68, S. 548).

2) Natürlich ist dabei die Form der Unterlage allein nicht ausreichend für das Zustandekommen des kongenitalen Dédoublements, es kommt die Organgröße oder besser die Wirkungssphäre stets als ein wichtiges Moment in Betracht. Eine große Entfernung der Teillücken oder übermäßige Breite der gemeinsamen Lücke veranlassen das Anlegen isolierter Organe.

blatt sekundär an Breite zunimmt, während die Blütenknospe, das Achselprodukt, stets von geringerer Breite ist als das Blatt. Es läßt sich aber zwischen dem kongenitalen Dédoublement von schwachem Grad und der sekundären Verwachsung kein scharfer Unterschied ziehen.

Die Frage, ob das Dédoublement durch Teilung oder Verwachsung der Anlage entsteht, ist bereits mehrfach diskutiert worden. In entwicklungsmechanischer Hinsicht ist dasselbe nichts anderes als das Überdecken der Wirkungssphären, welches man entweder als Verwachsung oder als Spaltung ansehen kann. Da aber die Sphären selbst nur theoretischer Natur und ganz unsichtbar sind, während die Bildungszentren durch Zellteilung und Erhebung der Anlagen wohl bemerkbar sind, so könnte man unter Umständen wohl auch die Verwachsung und Spaltung der Höcker konstatieren, besonders wenn das Entwicklungsareal als eine oder mehrere Lücken deutlich zu erkennen ist. Jedenfalls befinden sich aber dazwischen alle möglichen Übergänge und überhaupt würde es ganz unmöglich sein, sie scharf von einander zu unterscheiden. Die anatomischen Merkmale, die von Klein ('92, S. 485) zum Gegenstand näherer Untersuchungen gemacht worden sind, sind in dieser Hinsicht auch niemals maßgebend, es sei denn, daß sie einfach den Vereinigungsgrad der Leitbündel, usw. bemerkbar machen. Es würde daher einfacher und zweckmäßiger sein, das Dédoublement nach der ursprünglichen Definition Moquin-Tandon's in phylogenetischer Hinsicht zu unterscheiden: „ainsi lorsqu'à la place d'une étamine, qui existe ordinairement dans une symmétrie organique, on trouve plusieurs étamines, celles-ci sont plusieurs par dédoublement ou par multiplication" (zit. Goebel, '83, S. 297; '01, S. 711; Klein '92, S. 484). Es handelt sich dann nur um Vergleichung des Dédoublements mit dem erblichen Bauplan oder mit den Zeilenverhältnissen in den oberen und unteren Stellungen, worauf die Bezeichnungen „positiv" und „negativ" zurückzuführen sind (Delpino, '83, S 220; Čelakovský, '94, S. 41). Als Grenzfälle kommen dann natürlich auch die völlige Spaltung oder Vereinigung der Anlagen vor, und das Dédoublement stellt dann nur einen besonderen Fall

der Übergänge von verschiedenen Stellungen dar, ohne Rücksicht darauf, ob dadurch eine neue Stellung eingeleitet worden ist, oder ob die alte Stellung ohne weitere Störung wieder hergestellt wurde (sdoppiamenti efficati oder inefficati im Sinne Delpino's, '83, S. 223).

Die Frage mit Bezug auf den Kontakt der Organe, die so oft diskutiert worden ist (Raciborski, '94a, S. 278; 94b, S. 105; Schwendener, '95, S. 645; Winkler, '01, S. 8 ff.; Leisering, '02, S. 421), ist, sofern die nachherige Verschiebung außer Acht gelassen ist, in sich selbst von keiner Bedeutung. Wir haben es nur mit unsichtbaren Anlagen oder Wirkungssphären zu tun, deren weitere Umrißbildung und deren stereometrisches Verhalten unter Umständen ziemlich verschieden sein können (vgl. auch S. 119).

§ 5. Regelmäßige Stellungen und rechtwinkliger Kontakt.

Die Zahl der Blüten sowie ihrer Zeilen schwanken in der Regel, die Achse als Einheit betrachtet, je nach den Individuen, zwischen ziemlich weiten Grenzen, ganz abweichend vom inneren Bau der Blüten selbst, welcher sich ungeachtet der Größe der Ähren nach einem ganz eigenen morphologischen Plan ausbildet (siehe z. B. Fig. 27b u. c, Taf. IV).[1] Soweit aber die Stellung der Seitenorgane konstant ist, werden sie stets in der Weise angeordnet, daß ihre Divergenzen dem rechtwinkligen Kontakt der Kreise entsprechen. Und es ist dieser rechtwinklige Kontakt, der unabhängig von den Pflanzenarten (über Abnormen später) bei den regelmäßigen Stellungen stets die Hauptrolle spielt. Falls ein rechtwinkliger Kontakt infolge etwaiger anderer Gründe gestört wird, so wird doch wieder der ältere oder ein neuer rechtwinkliger Kontakt hergestellt, wie wir das bei den verschiedenen Übergängen stets

1) In dem gesamten Pflanzenreich sind aber diese ganz kontinuierlich. Es gibt einerseits derartige Achsen, deren Verzweigungs- und Anordungsmodi eine spezifische Tendenz besitzen, und die mit äußeren sichtbaren Bedingungen in keinem unmittelbaren Zusammenhang stehen; andererseits gibt es aber auch solche Blüten, bei denen die Zahl und die Anordnung der Glieder leicht veränderlich ist, was nach den Raum- und Anschlußverhältnissen leicht verständlich ist.

beobachten können. Es ist ein großes Verdienst Schwendener's festgestellt zu haben, daß regelmäßige Stellungen sich stets mit tangierenden Kreisen darstellen lassen, und daß die Annäherung der Divergenzen an den berechneten Wert oft bis auf die Minute erreicht wird ('01, S. 562).

Daß die Blattstellung bei den gleichnamigen Organen meist so regelmäßig ist, deutet darauf hin, daß alle Faktoren, die kooperierend die Stellungsverhältnisse bestimmen, in der Regel konstant bleiben. Bei näherer Beobachtung findet man aber, daß selbst bei den sogen. konstanten Stellungen meist einige Unregelmäßigkeiten vorhanden sind. Und soweit die Organe im Anschluß an die bereits vorhandenen angelegt werden, müßen wir den letzten Grund der Störung der relativen Organgröße zuschreiben. Es ist also auch nicht unwahrscheinlich anzunehmen, daß die Faktoren, die direkt oder indirekt die Organgröße bestimmen, nicht immer in denselben Kombinationen in Kraft treten. Die wahren Anlegungsmechanismen sind ja nicht so einfach, wie die Anhäufung gegebener Kreise, sondern die Lage und Größe der Organe stellen stets das Endresultat der verschiedenen Faktoren dar, deren einseitige Abweichung gleichzeitig oder bald darauf von den Gegenwirkungen ausgeglichen werden, so daß sie im Großen und Ganzen um das Gleichgewicht fluktuieren.

Es ist nun von vornherein unwahrscheinlich, daß der Durchmesser der Bildungszone, welcher die relative Größe der Seitenorgane in indirekter Weise bedingt, bei allen Ähren mit derselben Belagstellung derselbe ist. Vielleicht schwankt seine Größe nach dem Gesetze der Wahrscheinlichkeit, wie das bei den quantitativen Erscheinungen gewöhnlich der Fall ist. Als unmittelbare Folge davon läßt es sich vermuten, daß bei den Ähren mit derselben Stellung die absolute Größe der Seitenorgane korrelativ variiert.

Es ist auch eine Beobachtungstatsache, daß die höhere Zeilen nur bei den dickeren Ähren zustande kommen, obwohl wir nicht gleichzeitig das umgekehrte behaupten können, nämlich daß dickere Ähren stets mit entsprechend höheren Zeilen versehen sind, weil die Dicke der Ähre, die wir beim fertigen Zustand beobachten, nicht der der Anlegungsperiode entspricht. Die erwähnte

Tatsache zeigt jedoch deutlich, daß die Dicke der Achse viel variabel ist als die Größe der Anlage. Erstere schwankt ja je nach dem Ernährungszustand innerhalb ziemlich weiter Grenzen, während die absolute Größe infolge erblich-morphologischer Eigenschaften auf kleinere Schwankungen beschränkt bleibt.[1] Jedenfalls schwanken aber die Stellungsverhältnisse stets um den rechtwinkligen Kontakt der Kreise. Man darf daher wohl annehmen, daß die absolute Größe des Organs zur Anlegungszeit, ungeachtet der Dicke der Achse, stets so reguliert wird, daß die Anlagen sich rechtwinklig miteinander kreuzen.

Es scheint ferner zur Anlegungszeit eine Tendez vorhanden zu sein, daß die Anlagen, sofern störende Faktoren, wie Verdickung der Achse, usw., allmählich in Kraft treten, möglichst bestrebt sind, dieselben Kontaktverhältnisse länger beizubehalten als die Unterlage selbst. Denn wir haben gesehen, daß selbst bei nicht schlanken Ähren die Blüten selten in dekussierter Stellung angeordnet sind. Die Form der Unterlage scheint demnach nicht leicht verändert zu werden. Es herrscht sozusagen eine äquitaktische Wirkung der Unterlage. Wenn bei den gewöhnlichen konstanten Stellungen etwaige Unregelmäßigkeiten stets vorhanden sind, so ist der Grund darin zu suchen, daß die Fluktuation der Organgröße von der Unterlage äquitaktisch reguliert worden ist.

Da aber die Variationsmöglichkeit der absoluten Organgröße sehr klein ist, so ist die äquitaktische Wirkung der Unterlage auch nur im begrenzten Masse gültig. Wenn die relative Organgröße sich schnell verändert, wie an der Übergangsstelle der ungleichnamigen Organe, so ist diese Wirkung nicht mehr im stande, die Größe der Anlage in demselben Verhältnis beizubehalten wie früher; oder die äquitaktische Wirkung ist im Vergleich zu den inneren morphologischen Bestrebungen sowie zum Anschlußbestreben sehr schwach, welch letzteres, soweit die Bildungstätigkeit ständig in Kraft tritt (Ausnahme unten), stets eine wichtige Rolle bei der

1) Daß bei den Triebspitzen-Gallen von *Salix fragilis* die Blattstellung infolge der Vergrößerung des Stammdurchmessers höhere Zeilen zeigt (Weisse '02, S. 608), ist ein eklatantes Beispiel hierfür.

Blattstellung spielt. Die Stellungsverhältnisse werden daher einstweilig ganz unregelmäßig. Früher oder später wird aber meistens ein neues Gleichgewicht hergestellt, und wir sehen wieder einen rechtwinkligen Kontakt und die entsprechende Organgröße. Die äquitaktische Wirkung tritt ja erst nach dem relativ Konstantwerden der übrigen Faktoren deutlich zu Tage. Verändert sich also die relative Organgröße immer schneller, so wird auch die regelmäßige Stellung nie hergestellt, weil die Stellung schon vor der Erreichung eines neuen Gleichgewichtes zerstört wird, wie wir das bei den zentralen Scheibenblüten von Kompositenköpfen sehen.

Daß die relativen Organgrößen vor und nach dem Übergang, falls die beiden Stellungen zur selben Reihe gehören—Hauptreihe zur Hauptreihe und eine Nebenreihe zu derselben Nebenreihe—sich zu einander annähernd so verhalten wie die göttliche Proportion oder deren Potenzen, ist also nur die Folge des wieder hergestellten rechtwinkligen Kontaktes, ohne daß die Organe von Vornherein bestimmt worden sind, sich nach dem Übergang in die nämliche Proportion zu verändern. Es wird oft beobachtet, daß, trotzdem eine Stellung schon ziemlich weit in eine andere übergegangen ist, die ältere wieder hergestellt wird.

Wodurch nun aber der rechtwinklige Kontakt verwirklicht wird, ist nicht leicht erklärlich. In geometrischer Hinsicht ist dies, wie Iterson gezeigt hat (l. c. S. 249), nur: „dass die freie Oberfläche zwischen den Kreisen für den rechtwinkligen Kontakt einen maximalen Werth erreicht." Er hat dabei auch mittelst eines Modells die Anlegungsmechanismen zu erklären versucht, vorausgesetzt, daß die Organgröße (oder die Scheiben des Modells) gegeben und konstant, der Zylinderumfang aber variabel ist. „Werden dann die Scheiben, z. B. durch eine anziehende Kraft, immer mit einander im Kontakt gehalten, herrscht aber in dem freien Zwischenraum ein Druck, so werden auch hier die Systeme mit rechtwinkligem Kontakt im stabilen Gleichgewicht sich befinden.....Der Druck im Raum zwischen den jungen kreisförmigen Anlagen wird hier durch das aktive Wachstum der freien Stammoberfläche verursacht. Daß es eine Kraft gibt, welche den Kontakt der Anlagen nach ihrer ersten Entwicklungsphase aufrecht

erhält, folgt aus der Beobachtung, daß von diesem Moment ab der Kontakt zwischen den jungen Anlagen meistens lückenlos besteht. Welcher Art diese Kraft ist, darüber läßt sich bis jetzt wenig aussagen, vielleicht hat man hier an die Spannkraft der Cuticula der Scheitelkuppe zu denken " (l. c. S. 251—252).

Es ist nun aber von Vornherein undenkbar, daß der Anschluß der Organe durch rein mechanische Kräfte herbeigeführt wird, weil die mechanische Kraft selbst nie die Organentstehung im positiven Sinne veranlaßt, und weil die Anlage nach ihrer Entstehung nicht mehr die Stammfläche entlang gleiten kann. Dagegen ist es a priori verständlich, daß die Pflanze in ihrer Bildungszone stets das Bestreben hat, ihre Organe als einheitliches Ganze anzulegen. Dies ist natürlich ein unbekannter innerer Vorgang, aber er wird dann stets durch die Raumverhältnisse bedingt, und bei weiterer Entwicklung der Organe auch durch mechanische Kräfte beeinflußt. Wenn nämlich die Bildungszone stets die Anlegungstätigkeit beibehält, so muß das Organ notwendig an der tiefsten Stelle der neutralen Zone angelegt werden, was unmittelbar den Anschluß zur Folge haben muß (vgl. S. 120). Wenn aber die Tätigkeit periodisch erweckt wird, so müssen die Organe rings um die Zone herum, unabhängig von der Unterlage, ihre Stelle nehmen, wobei natürlich der Anschluß nicht mehr zu erwarten ist (vgl. S. 133).

Was nun das Bestreben für den rechtwinkligen Kontakt betrifft, so ist zunächst zu bedenken, daß es, falls die Unterlage sich schon im rechtwinkligen Kontakt befindet und die neuen Organe stets von derselben Größe sind, keines besonderen Moments außer der Anschlußregel mehr bedarf. Die Tatsache, daß selbst bei sogen. konstanten Stellungen etwaige Unregelmäßigkeiten stets vorhanden sind, weist darauf hin, daß die rechtwinklige Stellung stets von einem bestimmten Bestreben reguliert wird. Falls nun die Unterlage sehr unregelmäßig ist, wird das Gleichgewicht, sofern das Anschlußbestreben in den Vordergrund getreten ist, niemals ohne eine entsprechend unregelmäßige Veränderung der relativen Organgröße erreicht, ganz unabhängig

davon, ob in dem freien Zwischenraum ein Druck besteht oder nicht.

Die Veränderung der relativen Organgröße kann hierbei entweder durch die des Achsenumfangs oder durch die der wirklichen Organgröße erreicht werden. Da aber die Veränderung des Achsenumfangs, obgleich er je nach dem Ernährungszustand sehr variabel ist, ein sehr komplizierter Vorgang der Scheitelgewebe ist, so ist kaum anzunehmen, daß er beim Unregelmäßigwerden der Organanordnung korrelativ zu- oder abnimmt. Wir müssen daher den wahren Anlaß des rechtwinkligen Kontaktes unmittelbar der Veränderung der Organgröße zuschreiben.

Iterson scheint mit Bezug hierauf der Meinung zu sein, daß die Regulation der Organgröße durch „die Anlegung der neuen Organe auf einem anderen Teil des Scheitels mit grösserer oder geringerer Neigung" erreicht wird (l. c. S. 252), und zwar, „dass die höheren Kontaktfälle.....meistens angetroffen werden auf flachem Scheitel, während die niederen Stellungen.....auf Teilen gefunden werden, die einen steilen Vegetationspunkt besitzen" (l. c. S. 254).

Die Neigung der Bildungszone kann hier aber von zweierlei Herkunft sein. Die größere Neigung kann z. B. entweder durch Steigung der Zone die parabolische Scheitelkuppe entlang oder durch eine wirkliche Verdickung derselben an ihrer Basis entstehen. Da aber die Bildungstätigkeit der Zone erst nach einer bestimmten Entwicklung ihrer Zellen möglich ist, so scheint eine bloße Steigung der Zone unter sonst gleichen Bedingungen kaum möglich zu sein. Falls das aber wirklich der Fall wäre, so würden wahrscheinlich, wie beim zentralen Teil der *Helianthus*-Scheiben, nicht höhere, sondern niedere Zeilen angelegt werden, weil das Zonenareal mit der Steigerung immer kleiner wird. Die Neigung der Zone ist also nur als eine Begleiterscheinung der Scheitelverdickung zu betrachten. Da nun aber die Verdickung der Stammachse von ganz heterogenem Ursprung ist, so kann man wohl mit Recht annehmen, daß die Regulation der Organgröße in keinem unmittbaren Zusammenhang mit der Neigung steht.

In welcher Weise der rechtwinklige Kontakt von einem

beliebigen labilen Zustand eingeleitet und der dreizählige Kontakt vermieden wird, ob der Organumriß vor der Anlegung des nächstoberen eine Veränderung erfährt, ob die Anlagenlücke ein Bestreben hat, eine bestimmte Größe innezuhalten, usw., das sind Fragen, die in unmittelbarem Zusammenhang mit denen, wie jedes Organ sich in der neutralen Bildungszone als einheitliches Gebilde von den umgebenden Geweben auszuscheiden bestrebt, welche gegenseitigen Wirkungen entstehen, usw., erst nach weiteren Untersuchungen beantwortet werden müssen. Jedenfalls können die morphologischen Vorbedingungen nur im Großen und Ganzen die Organgröße bestimmen und die feinere Größe der Anlage, die sich nachher als relative Organgröße behandeln läßt, wird von dem Bestreben des rechtwinkligen Kontaktes hauptsächlich sekundär bestimmt. Die reinen physikalischen Kräfte, wie Druck, Spannung, usw. auf der äußeren Fläche der Epidermiswandung können dabei aber nie das leitende Moment sein, es sind vielmehr bestimmte Korrelationen der gesamten Scheitelkuppe, die den jeweiligen Raumverhältnissen gemäß die Wirkungssphären und Bildungszentren regulatorisch schaffen.

§ 6. Übergang der Reihen und Fibonacci'sche Variation.

Bei den gewöhnlichen Fällen gehören die beiden Stellungen vor und nach dem Übergang meist zu derselben Reihe. Wenn die relative Organgröße sich langsamer verändert, so ist ein derartiger Übergang leicht verständlich, weil mit dem Verschwinden der niederen Koordinationszeilen nach dreizähligem Kontakt die nächst höheren Zeilen die neuen Kontaktzeilen werden.[1] Es ist ja im geometrischen Sinne ein umgekehrter Prozeß des wohl bekannten Dachstuhlprinzips (Schwendener '78, S. 14 u. 59; '83, Taf. VIII Fig. 2; '95, S. 660; Weisse (Goebel) '98, S. 66).

In der Regel wird aber die Vergrößerung oder Verkleinerung der Organgröße sehr schnell ausgeführt, obgleich sich nachherige Schwankungen oft noch ziemlich lange bemerken lassen. Es kommt dennoch meist dieselbe Reihe vor.

1) Wenn man die ursprünglichen Koordinationszeilen mit m und n bezeichnet, so entsprechen die neuen Kontaktzeilen m+n, sofern $2m > n$ ist (siehe Iterson l. c. S. 32, 50, usw.)

Iterson bewies aber eklatanterweise das geometrische Verhältnis, daß nämlich beim Übergang des rechtwinkligen Kontaktes m und n in den nächst höheren rechtwinkligen Kontakt n und m+n, deren relative Organgröße sich annähernd um die göttliche Proportion verkleinern sollte, m Übergangskreise genug sind, und daß man beim Übergang in den noch höheren Kontakt derselben Reihe ähnlicherweise die Kreise konstruiren kann (l. c. S. 270). Die Zwischenwerte dieser Kreise sind also beim Übergang in dieselbe Reihe als minimale Grenze des Verkleinerungsgrades zu betrachten. Daß in der Natur, seien es Monokotyledonen oder Dikotyledonen, die Hauptreihe bevorzugt wird, ist einfach damit zu erklären, daß die relative Organgröße selbst selbst beim schnellen Übergang diese minimale Grenze nicht überschreitet.

Nimmt aber die relative Organgröße sehr schnell oder in ungleichmäßigem Verhältnis ab, so ist der Übergang innerhalb einer und derselben Reihe, nicht mehr zu erwarten. Die Übergänge in andere Reihen, die wie begreiflich auf der plötzlichen Verkleinerung der Organgröße beruhen, sehen wir bei Kompositenköpfen und dgl. Nach Weisse ('97, S. 457) verhält sich z. B. die relative Häufigkeit der Hauptreihe mit den übrigen Nebenreihen bei den Scheibenblüten von *Helianthus* wie 132 : 6, und nach Schumann ('99, S. 258) verhalten sie sich wie 133 : 8.

Was nun die Zahl der Blüten bei solchen kopfartigen Infloreszenzen anbetrifft, so ist sie natürlich sehr variabel, weil selbst bei Köpfen mit derselben Anzahl von Zeilen die Gliederzahl in jeder einzelnen Zeile nicht immer dieselbe ist. Das ist besonders bei den Scheibenblüten der Fall, weil sie von den Ernährungszuständen stark beeinflußt werden (Korriba '09, S. 1), und weil die Zeilen selbst nach innen infolge der Raumverhältnisse immer zerstört werden. Bei den Hüllblättern und Randblüten aber ist, falls ihr morphologischer Übergang deutlich und die Gliederzahl in einem System der konjugierten Zeilen annähernd konstant ist, natürlich auch eine bestimmte Anzahl von Organen, welche der Zahl der Zeilen, ihrer Multipula oder Summe—falls die Zeilen Verzweigungen erfahren—entspricht, zu erwarten. Es ist eine variationsstatistische Tatsache, daß dabei die Glieder der

Hauptreihe und ihre Kombinationen bevorzugt sind, was von Ludwig als Fibonacci-Reihe bezeichnet worden ist. Es gibt bisweilen sogar eine konstante Zahl von Randblüten, wie bei den ersten Köpfchen von *Tagetes patula* L. (soweit ich bisher beobachten konnte, beträgt sie immer 5!), oder eine nahezu konstante Zahl wie bei *Achillea millefolium* (5) (Ludwig '96, S. 6). Weisse hat schon darauf hingewiesen, „ daß im Allgemeinen die Zahl der Zungenblüten von *Helianthus annus* mit der Zahl der weniger steil verlaufenden Contactzeilen der auf sie folgenden Rohrenblüten übereinstimmt oder ihr wenigstens sehr nahe steht" ('97, S. 460). Natürlich gibt es auch Fälle, in denen die bevorzugte Zahl um die Glieder der ersten Nebenreihe schwankt (Vogler '10, S. 4 u. 60), oder in denen sogar eine solche nicht vorhanden ist (Shull '02, S. 149). Das ist natürlich je nach den Zweiglagen und Entwicklungsperioden verschieden (Nieuwenhuis '11). Jedenfalls scheint es sich nach meiner Erfahrung zu bestätigen, daß im Allgemeinen die Zahl der Randblüten dem Fibonacci-Gesetz um so genauer folgt, je geringer ihre Zahl ist.

§ 7. Allmähliche Übergänge in andere Reihen.

Der Übergang von einer Reihe in die andere wird häufig auch in der Weise ausgeführt, daß die Verkleinerung sukzessiver Organe je nach den Zeilen in verschiedenem Grade—rascher resp. langsamer, bis die alte Stellung in einen neuen rechtwinkligen Kontakt gebracht wird—vor sich geht, wobei ihre Koordinationszeilen eine Verzweigung erfahren.

Schwendener beschrieb schon die bei den Aroideenkolben vorkommenden Übergänge zwischen den Quirlen und Spiralen, wobei das eine System der Schrägzeilen der alten Stellung auch als solches in die neue übergeht, während beim anderen die Zahl der Zeilen um 1 steigt oder fällt ('78, S. 68 ff. und Fig. 36, 39 u. 40 in Taf. VI–VII), so daß, der Zahl der Quirlelemente gemäß, verschiedene Nebenreihen zustande kommen. Bei den Kätzchen von *Picea excelsa* beobachtete er ein ähnliches Verhältnis, nämlich

daß die stützenden Schuppen an der Basis in 5^{er} und 8^{er} Zeilen, die Staubgefäße dagegen in 7^{er} und 8^{er} Zeilen angeordnet waren, wobei die 8^{er} Zeilen sich ungestört nach oben fortsetzen, während die weniger steilen 5^{er} Zeilen in 7^{er} übergehen ('83, S. 757).

Bei *Spiranthes* haben wir auch beobachtet, daß die Ähren mit dem Kontakt 2 und 3 in den 3 und 3 oder in den 3 und 4 übergehen, wobei die 3^{er} Zeilen sich ungestört nach oben fortsetzen, während die 2^{er} Zeilen sich ein- resp. zweimal verzweigen, und daß die Ähren mit dem Kontakt 3 und 5 in den 3 und 4 übergehen, wobei die 5^{er} Zeilen sich einmal vereinigen. Es wurde dabei bemerkt, daß sich bei diesen Übergängen die sukzessiven Organe nicht die Grundspirale entlang allmählich verkleinern oder vergrößern, sondern daß die Organe je nach den Zeilen, die nach oben unmittelbar fortschreiten, in ungleichen Verhältnissen steigen. Wie aber eine solche Zeilenverschiedenheit verwirklicht wird, bleibt noch zu beantworten.

Wir haben bei den dreizähligen Quirlen der *Spiranthes*-Ähre schon gesehen, daß der reine Quirl nur selten vorkommt, oder daß er meist schwach spiralläufig ist, wobei die Richtung der Spirale unter allmählichem Übergang, bald nach rechts, bald nach links schwankt, als ob die Spirale zergliedert und oft umgekehrt wäre (vgl. S. 69). Im geometrischen Verhältnisse weist dies darauf hin, daß die Steighöhe und somit auch die relative Größe der Organe zeilenweise, bald nach rechts, bald nach links, ungleichmäßig befördert wird.

Weil bei den Quirlstellungen der rechtwinklige Kontakt schon erreicht ist, oder die regulatorischen Faktoren sich annähernd im Gleichgewicht befinden, so ist es leicht verständlich, daß innere störende Faktoren leicht in Wirksamkeit treten können, was bei uns den Eindruck schwacher Spiralen hervorrufen würde.[1] Man darf daher wohl annehmen, daß unter Umständen im Vegetationsscheitel auch eine Tendenz in Kraft treten kann, durch welche die Organgröße schraubenweise in ungleiche Verhältnisse

1) Im Gegensatz zu den Spiralstellungen, weil sich bei ihnen, selbst wenn ein gewisser Zeilenunterschied vorhanden ist, die Spiralrichtung nicht verändert, so daß die näheren Verhältnisse der Unregelmäßigkeiten nicht leicht konstatierbar sind.

gebracht wird, als ob hier die mehr oder minder von einander unabhängigen Bildungsstreifen vorhanden wären. Dieses Beispiel schließt sich, nach meinem Dafürhalten, denjenigen Fällen an, in denen man die Organanordnung als kombinierten Erfolg der Superposition und Juxtaposition betrachtet, wie bei den gedreht erscheinenden Maiskolben, *Cactus*-Stämmen, usw. Bei *Spiranthes* ist diese Tendenz der Superposition nur schwach, sie wird leicht vom Anschlußbestreben überwunden, der rechtwinklige Kontakt wird aber dadurch mehr oder minder gestört. Sie darf aber auch nicht so lange in Wirkung bleiben, daß ein neuer rechtwinkliger Kontakt dadurch zustande kommt, oder es kann schon vor der Erlangung eines neuen Gleichgewichtes verschwinden. Eine solche Unregelmäßigkeit der Belagstellung ist bei Maiskolben eine ganz gewöhnliche Erscheinung.

Diese Veränderung der Organgröße kann entweder beim Übergang von ungleichnamigen Organen (*Pinus*, *Magnolia*) oder bei einem solchen von gleichnamigen Organen (Aroideenkolben, *Spiranthes*-Ähre) verwirklicht werden. Die Anordnung der Zeilen, wie z. B. die große, mittlere und kleine Zeile der *Spiranthes*-Ähre, kann beliebig sein, die resultierende Stellung ist aber je nach der Anordnung ganz verschieden.

§ 8. Superposition, Vertizillation und unregelmäßige Blattstellungen.

Soviel über die gewöhnlichen Stellungen und deren Übergänge. Es gibt in der Natur aber auch verschiedene anomale Fälle, bei denen besondere innere Tendenzen obwalten, und bei denen sich die Anschlußregel mehr oder minder modifiziert. Dieselben liefern jedoch bei den allgemeinen Betrachtungen der Anlegungsmechanismen sehr lehrleiche Momente.

Es wurde schon von Schumann betont, daß bei *Zea Mais* „ die jüngeren Anlagen nicht an den Stellen erscheinen, wo sie den Kontaktverhältnissen entsprechend vorausgesetzt werden sollten, sondern superponiert, indem zwischen ihnen nicht neubildungsfähige Räume aufgespart werden “ (zit. Winkler ’01,

S. 7). Schwendener und Vöchting beobachteten auch bei den kantenbildenden Kakteen wie *Cereus* und *Phyllocactus* eine ähnliche Tatsache. „Es ist dies das Fehlen eines seitlichen Kontaktes zwischen den jungen Blattanlagen, die allerjüngsten nicht angenommen—eine Eigenthümlichkeit, die ich bis dahin sonst nirgends beobachtet habe" (Schwendener '94, S. 974). Schwendener äußerte dabei die Meinung, „dass im vorliegenden Falle die Rippenbildung, obschon sie unterhalb der obersten Blattanlagen beginnt, einen bestimmten Einfluss auf die Vorgänge am Scheitel ausübt "(l. c. S. 975), während Vöchting das abgeleugnet hatte, indem er sagte, daß nicht die Kantenbildung, sondern die Blattbildung das Primäre sei (Vöchting '94, S 468 ff.).

Die näheren Verhältnisse wurden aber erst von Weisse ('04) klar gelegt. Er sagte: „Die Kantenbildung findet allerdings nur im Anschluss an ein schon angelegtes Blatt statt, aber diese vom Blatt ausgehende Wachstumsförderung schreitet keineswegs nur basipetal, sondern auch akropetal fort," so „dass in den auf gleicher Orthostich liegenden Teilen ein intensiveres Wachstum induziert wird" (l. c. S. 420–1),....., als wenn auf dem Scheitel in der Richtung der Blattzeilen ein radialer Zug ausgeübt würde" (S. 366).

Besonders interessant ist in diesem Zusammenhang, daß häufig auch ein anderer Faktor, nämlich das Anschlußbestreben, zur Geltung kommt, falls die Kanten nicht in kontinuierlicher Linie verlaufen, oder falls der Verband der Blätter in der Richtung der Kanten etwas gelockert ist. „Beide Faktoren wirken nun genau so zusammen, wie ein der Wachstumsförderung durch die Kantenbildung entsprechender Zug und ein den Contactverhältnissen entsprechender Druck bei rein mechanischen Vorgängen zusammenwirken müsste," als ob man in der Lage wäre, die Resultante nach dem Gesetz vom Parallelogram der Kräfte zu konstruieren (l. c. S. 397). Weisse zeigte ferner, daß in der Blütenregion, im Zusammenhang mit dem Aufhören der Kantenbildung, die Stellung ganz normal ist (l. c. S. 383).

Die Superposition der Organanlage wird hier also hauptsächlich durch die Wachstumsförderung der Orthostichen durch

die bereits angelegten unteren Organen sowie durch die korrelative Hemmung der übrig gebliebenen Stammfläche bewirkt. Ob nun aber alle Fälle von Superposition durch den radialen Zug der Unterlage veranlaßt werden oder nicht, ist damit natürlich noch nicht zu entscheiden. Wenigstens ist aber sicher, daß das neue Organ, sei es bei der Superposition oder bei der Juxtaposition, unter akropetaler Entwicklung des bildungsfähigen Areals stets an der tiefsten Stelle oder im Anschluß an bereits vorhandene angelegt wird, ganz unabhängig von der Anzahl der als Unterlage dienenden Genossen, und ferner steht fest, daß mit dem Schwächerwerden der akropetalen Beförderungswirkung wieder das Bestreben hergestellt wird, sich dem Grenzwert zu nähern. Daß die Reihenanordnung in den Maiskolben nicht immer geradlinig, sondern häufig rechts- oder linksläufig ist, daß ferner die Zeilen an der Spitze und Basis mehr oder minder in schiefen Koordinationszeilen angeordnet sind, ist ähnlich zu erklären.

Es ist ferner eine interessante Tatsache, daß bisweilen auch bei den Maiskolben die sämtlichen Zeilen in einer bestimmten Querzone plötzlich eine Alternation erfahren (siehe z. B. Pearl und Surface '10, Fig. 226, Nr. 50; Fig. 230, Nr. 589). Dies deutet darauf hin, daß das Superpositionsbestreben der Bildungszone zu einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Entwicklungsstufe plötzlich erlischt oder wenigstens sehr schwach wird, so daß die neuen Anlagen in der Zone im Anschluß an je zwei Genossen in Alternation angelegt werden. Die inneren Tätigkeiten, durch welche die normale Anschlußregel ungültig gemacht wird und eine andersartige Belagstellung zustande kommt, scheinen demnach von ganz sekundärer Natur zu sein, und unter Umständen bei der akropetalen Entwicklung des Vegetationsscheitels rhythmisch schwanken zu können, wobei natürlich die Reihenstörung als eine Querzone zum Vorschein kommen muß.

Umgekehrt ist es vielleicht richtig zu vermuten, daß die Bildungstätigkeit unter Umständen auch periodisch schwanken kann, wobei natürlich eine Quirlstellung zustande kommen muß. Goebel hat schon darauf hingewiesen, „dass zur Bildung einer Blattanlage, oder zur Bildung der gemeinschaftlichen Basis, auf

welcher mehrere Blätter auftreten, sich das Aussengewebe des Stengelvegetationspunktes in Form eines ringförmigen Walles erhebt.....Sehr häufig ist diese Entstehungsart bei wirtelig gestellten Blättern : es treten dann nicht die einzelnen Blattanlagen gesondert auf, sondern es bildet sich zuerst ein Ringwulst, aus dem dann die Spitzen der einzelnen Blattanlagen hervortreten" ('83, S. 214. vgl. auch '00, S. 560). Bei solchen Fällen können wir natürlich nicht mehr erwarten, daß die Glieder jedes sukzessiven Quirls im Anschluß an bereits vorhandene entstehen ; denn die Wirkung der Unterlage ist dabei gänzlich unterbrochen. Die Anzahl der Organe kann der Dicke der Zone sowie der Größe der Anlage gemäß beliebig schwanken. Daß bei den zahlreichen Pflanzen mit Quirlstellung, wie z. B. bei *Galium aparina* L.,[1] *Veronica virginica* L.,[2] *Eupatorium Kirilowii* Turcz. und viele anderen (Delpino '83, S. 199 ; Jannicke '91, S. 266 ; Klein '92, S. 428 ; Čelakovský '94, S. 1), die Blattanzahl sukzessiver Quirle plötzlich oder vermittelst des Dédoublements variiert, ist wohl auf solche Weise zu erklären.

Von Delpino wurde das Dédoublement hinsichtlich der Wirksamkeit auf die weitere Organanordnung in zwei Arten geteilt, d. h. ,,sdoppiamenti efficaci" und ,,inefficaci" (l. c. S. 223). Dasselbe ist aber von zweierlei Herkunft, je nachdem der Anschluß herrscht oder nicht. Sofern die Anschlußregel befolgt wird, wird das Dédoublement durch die Unregelmäßigkeit der Unterlage—sei es durch die Unregelmäßigkeit der Organgröße oder sei es durch die hypertrophische Verdickung der Mutterachse oder durch ihre Kombinationen herbeigeführt—eingeleitet, was dann meistens eine neue regelmäßige oder regellose Stellung zur Folge hat. Bei den Quirlstellungen hingegen ist das Dédoublement infolge des Nichtvorhandenseins des Anschlusses nicht mehr als Unterlage wirksam. Die Stellungsveränderung nach dem Dédoublement muß dann

1) Nach mündlicher Mitteilung von Herrn Dr. Nakano schwankt die Blattanzahl in einem Quirl von 4-10. Zwei davon sind die Hauptblätter und die übrigen sind Nebenblätter. Vgl. auch Goebel '83, S. 214 u. 231 ; '00, S. 561 ; Velenovský '07, S. 433.

2) Der sechszählige Quirl folgt bisweilen auf einen fünfzähligen, und der fünfzählige auf einen vierzähligen.

3) Der vierzählig Quirl geht bald unmittelbar, bald aber eine unregelmäßige Zwischenstufe hindurch, in den fünfzähligen Quirl über.

dieselbe Ursache haben wie das Dédoublement selbst, d. h. die Veränderung der relativen Organgröße, die hauptsächlich durch die Verdickung der Mutterachse herbeigeführt wird.

Nach Vöchting und Winkler scheinen auch bei *Linaria spurea* und dgl. die Kontakt- und Anschlußverhältnisse sehr locker zu sein. „In der Quirlregion geschieht die Entwicklung der Blätter sprungweise, in der Spiralregion mehr gleichmässig; dort wachsen die einmal angelegten Glieder rasch, hier langsamer" (Vöchting '03, S. 97). „Der Scheitel erhebt sich....., nachdem der jüngst abgegliederte Blattquirl ein gewisses Alter erreicht hat, vollkommen frei und allseitig unberührt über den jüngsten Quirl empor,....." (Winkler '01, S. 12). „Mit anderen Worten, hier befinden sich jederzeit neutrale Räume zwischen den Anlagen und auch zwischen den Areis" (S. 15). „Freilich lässt sich diese Frage, ob zwischen den Blattbasen ein unmittelbarer Contact eintritt, in vielen Fällen kaum mit absoluter Sicherheit entscheiden. Und zwar deshalb, weil sich die Blattbasen fast nie ganz scharf umgrenzen lassen" (Winkler '03, S. 518).

Diese Anschauungen wurden von Schwendener ('01, S. 556) und Leisering ('02, S. 421) als verkehrt zurückgewiesen. Die Tatsache aber, daß die Blätter nicht immer im Anschluß an die bereits vorhandenen, mindestens zwei Genossen angelegt werden, und daß ferner die Gliederzahl selten eine plötzliche Veränderung erfährt, beweist aber zum mindesten ein Schwächerwerden des Anschlußbestrebens, sowie das Kombiniertsein der rhythmischen Anlegungstätigkeit bis zu einem gewissen Grade. Bei *Viscum album* (Müller '66, S. 275) sind ebenfalls solche Schwankungen und verschiedene Übergänge zwischen Anlagen von zwei- und dreigliedrigen Wirtel deutlich zu sehen.

Diese drei Tendenzen, die Juxtaposition, Superposition und Virtizillation, brauchen natürlich nicht immer je allein aufzutreten; sie können vielmehr unter Umständen kombiniert auftreten, und dann sind die regelmäßigen Stellungen nicht mehr zu erwarten. Die Maiskolben liefern uns auch in dieser Hinsicht ein ausgeprägtes Beispiel (siehe z. B. Pearl und Surface l. c. Fig. 227, Nr. 172).

Auch aitiogene Wirkungen können unter Umständen die

Blattstellungen in indirekter Weise beeinflussen. So wird z. B. bei *Corylus Avellana* L. nach Kny ('98, S. (62)) die $^1/_2$ Stellung des normalen dorsiventralen plagiotropen Sprosses in eine spiralige Stellung verwandelt, falls der Sproß im Laufe derselben Vegetationsperiode in einen orthotropen, radiär gebauten Sproß umgewandelt wird. Weil der Plagiotropismus eine phylogenetisch neuere Eigenschaft ist, so ist es klar, daß die ursprüngliche Spiralstellung hier im Zusammenhang mit dem Plagiotropismus in die $^1/_2$ Stellung umgeändert worden ist. Bei *Vaccinium Myrtillus*, usw., lassen sich dieselben Vorgänge beobachten (siehe Goebel '98, S. 79 ff.). Bei dem kriechenden Rhizom von *Acorus Calamus* L. wird hingegen die eigene $^1/_2$ Stellung nicht mehr verändert, während die Insertionsebene der Blätter, die bei der ursprünglichen Lage der Achselknospen schief geneigt ist, mit der weiteren Anlegung der Blätter „ allmählich auf dem kürzeren Wege zur horizontalen Lage kommt " (Weisse '89, S. 132).

Daß auch die Zwangsdrehungen bei den quirlständigen Achsen nicht selten vorkommen (De Vries '92, S. 86, ff.) und sogar erblich fortdauern können (De Vries '89, S. 291), ist in diesem Zusammenhang teils als Zerstörung der Anlegungsmechanismen, teils aber als Rückschlag der sekundär erworbenen Virtizillation zu betrachten. Bei Maiskolben scheint aber nach Pearl und Surface (l. c.) das erbliche Verhalten der Körneranordnung nicht deutlich zum Ausdruck zu kommen, obwohl die Zahl der Zeilen selbst je nach Ernährung und Zuchtwahl ziemlich schwanken kann (De Vries '01, p. 52).

Nach allem ist die Juxtaposition, die am häufigsten vorkommt, als einfacher Typus zu betrachten. Der Vegetationsscheitel entwickelt sich dabei gleichmäßig akropetal, und die Bildungstätigkeit ist nach allen Richtungen ganz neutral, so daß jedes neues Organ im Anschluß an die bereits entstandenen Organe oder in dem jeweilig übrig gebliebenen Bildungsraum sukzessiv angelegt wird. Wenn aber besondere innere Vorgänge in Wirkung treten, seien sie von Anfang an autogen oder durch aitiogene Ursachen veranlaßt worden, so kommen je nach den Fällen die Virtizillation, die Superposition, die morphotisch hoch differenzierten Formen und

sogar verschiedene unregelmäßige Stellungen zustande. Bei der Virtizillation wird die Bildungstätigkeit rhythmisch erweckt und die Organe werden als Wirtelglieder annähernd simultan neben einander gebildet. Bei der Superposition schreitet die Bildungstätigkeit reihenweise orthotrop vorwärts, die sukzessiven Organe jeder Reihe werden mithin im Anschluß an ein je älteres angelegt. Bei den Blüten und dgl., die eine höhere morphologische Einheit bilden und als deren innere Differenzierung eine bestimmte Organanordnung zustande kommt, sind die inneren Vorgänge heutzutage kaum analysierbar.

Die Entstehungsweise der Wirkungssphäre sowie die rechtwinklige Regulation bleiben zunächst noch näher zu untersuchen. Reine physikalische Vorgänge an der Scheiteloberfläche, wie die Spannung der Epidermiswandung, der innere Druck, usw., sind aber kein veranlassendes Moment, wir haben es ja stets mit inneren Vorgängen zu tun, welche ja nach den Umständen verschiedene Stellungen veranlassen.

Obwohl die normale Stellung sich nicht ebenso wie die anomalen Fälle behandeln läßt, so scheinen doch die näheren Untersuchungen der verschiedenen Stellungen auf die wahren Anlegungsmechanismen Licht zu werfen.

§ 9. Beeinflußung der Blattstellung durch äußeren Druck.

Der äußere Druck kommt natürlich nur bei denjenigen Fällen in Betracht, wo die Anlagen in engerer Berührung mit älteren Organen wie Mutterachse, Tragblatt, usw. stehen, und dem Wachstumskontrast ausgesetzt worden sind. Da aber das innere Gestaltungsbestreben sowie die obwaltenden Druckverhältnisse je nach den Fällen sehr mannigfaltig sind, so können die daraus resultierenden Blattstellungen selbst bei ein- und derselben Mutterpflanze auch sehr verschieden sein.

Was zunächst die Blattstellung in den Achselknospen anbelangt, so kann man, soweit es um *Spiranthes*, eine Monokotylengewächse, handelt, wohl behaupten, daß das Ados-

sieren des ersten Vorblattes gänzlich durch innere Ursachen bedingt wird, während die Anordnung der folgenden Blätter, also auch die Richtung der Spirale, von den Raumanschluß- und Druckverhältnissen bestimmt wird. Es scheinen zwar folgende Umstände nicht minder das Adossieren zu erschweren, nämlich: 1) ein radialer Druck, welcher bei der Verdickung der Achse gegen die Erde in Kraft tritt, und der dadurch eine elliptische Querschnittsform der Knospenscheitel, deren kurze Achse notwendigerweise mit dem Druckminimum zusammenfällt, zur Folge hat; 2) die allgemein anerkannte Tatsache, daß die Neubildungen, falls die Scheitelkuppe elliptisch ist, an den Ebenen der langen Achse auftreten (Schumann '92, S. VII; Weisse '03, S. 275, 281 u. 285); 3) der meniskusförmige Scheidenriß in der tangentialen Richtung, nach welcher der Seitendruck am schwächsten ist; und 4) das größere Areal auf der phylloskopen Seite der Kegelfläche mit Bezug auf das Raumverhältnis im Sinne Iterson's. Das erste Vorblatt wird jedoch stets auf der axoskopen Seite des Scheitels angelegt, wie bei den meisten Monokotyledonen und einigen Dikotyledonen. Daß bei einigen *Smilax*-Arten wie *S. indica*, usw. die Achselknospe zwei adossierte Vorblätter besitzt (Velenovský '85, S. 1), ist auch ähnlich zu erklären.

Die Ablenkung des Vorblattes aus der Medianebene wird dagegen nicht wenig durch die Druckwirkung beeinflußt, und soweit ich bisher habe beobachten können, erreichte die Abweichung sogar die Winkelgröße von 42° (siehe S. 19). Und diese Tatsache scheint sich unmittelbar an die der Querstellung des Vorblattes bei den *Tradescantia*-Arten anzulehnen (vgl. S. 22). Nach Prillieux weisen einige Orchideen auch ein transversal gestelltes Vorblatt auf (zit. Schwendener '78, S. 103, Fußnote.) Ob man das als phylogenetisch, wie Schwendener meint, oder als mechanisch betrachten darf, ist aber nur nach näheren Untersuchungen zu entscheiden. Das Adossieren und die Spaltung des Vorblattes bei *Hedera Helix* (Iterson, l. c. S. 285) ist meines Erachtens nicht mit Raum- sondern mit Druckverhältnissen zu erklären, ähnlich wie beim zweiten Blatt der *Spiranthes*-Achselknospe.

Was nun die Richtung der Blattspirale anbetrifft, so wird sie bei den Achselknospen mit adossiertem Vorblatt durch Medianabweichung des zweiten Blattes (Weisse '89, S. 130) und bei denjenigen mit zwei seitlichen Vorblättern durch die des dritten (Weisse l. c. S. 118 ; '91, S. 69) bestimmt. Sie werden natürlich im Anschluß an die bereits vorhandenen (mit Ausnahme von *Smilax*-Arten und dgl.) angelegt, wie die Raumverhältnisse es vorherbestimmen (Iterson l. c. S. 284). Wenn die Knospe mit dem Stützblatt sowie mit der Mutterachse in lockerer Berührung steht, wird die Abweichung des die Spiralenrichtung veranlassenden Blattes ausschließlich durch die Raumverhältnisse der Kegelbasis, also auch durch die Insertionsschiefe des Stützblattes bestimmt werden, nicht aber durch die Medianabweichung des Stützblattes veranlaßt werden. Da aber die Achselknospe, meist dicht von dem Stützblatt und der Mutterachse umgeben, im ungleichen Verhältnis mit ihnen wächst, so wird die Richtung nicht nur durch das blosse Raum-, sondern auch stark durch das Druckverhältnis beeinflußt, ja sogar bisweilen ausschließlich vom letzteren bedingt oder sekundär modifiziert (vgl. S. 14 ff.). Beim Zustandekommen der Spiralen der Dikotylen-Keimlinge verhält es sich ähnlich (vgl. Rosenplenter '90), natürlich vorausgesetzt, daß keine Tendenz zur Virtizillation oder andere innere Störungen vorhanden sind (vgl. Winkler '01, S. 50).

Jedenfalls ist die Bedeutung des Drucks bei der Anlegung der Vorblätter stets so zu fassen, wie Schwendener richtig betont hat: „.....im Lichte der morphologischen Auffassung sind solche Druckeffecte doch niemals das eigentlich Bestimmende in der Architectur der Gewächse, es sind bloss die störenden Factoren, welche der strengen Durchführung des idealen Constructionsplanes im Wege stehen" ('78, S. 101).

§ 10. Stellungsverhältnisse der Seitenorgane außerhalb der Kegelfläche.

Die Organe wachsen nach der Entstehung allmählich über die Stammfläche empor, und zwar meist schief aufwärts, weil sie von

Anfang an von den Schuppen- oder älteren Blättern dicht umschlossen und so gezwungen sind sich in die nämliche Richtung zu strecken. Diese Neigungen sowie auch die nachherigen Kontaktverhältnisse sind aber je nach ihren spezifischen Ausgestaltungen sowie auch nach der Streckungsweise der Tragachse verschieden.

Sind die Organe immer von höckerartiger Form und wächst die Stammfläche gleichmäßig wie die Höckerfläche selbst, so bleiben die Kontaktverhältnisse nach wie vor unverändert. So ist z. B. bei den Aroideenkolben, trotzdem das Längen und Dickenverhältnis je nach den Entwicklungsphasen mehr oder minder verschieden ist, die Blütenstellung ganz dieselbe.

Nehmen aber die Organe, wie bei den Scheidenblättern, stark an Breite zu, so wird der ursprüngliche Kontakt, sowohl auf der Stammfläche als auch an den Blattspreiten selbst gänzlich aufgehoben und sie wachsen aufwärts, etwa parallel zur Achse.

Strecken sich hingegen die Seitenorgane hauptsächlich in die Längsrichtung, so weisen sie in der Peripherie meist höhere Kontaktzeilen auf, weil einerseits die Mantelfläche des Kontaktsystems mit der Entfernung von der Insertionsstelle immer an Umfang zunimmt, während die Querschnittsgröße der Organe annähernd konstant ist, und weil sie andererseits von der Außenlage stark seitwärts gedrückt und dadurch gezwungen werden, sich gegenseitig zu berühren. So berührt sich z. B. bei den Blüten von *Gastrodia*, *Aloe*, und dgl. jede Knospe bei ihrer Auswärtsneigung unmittelbar mit der von der nächst höheren Zeile, so daß bei der Oberflächenansicht ein dreizähliger Kontakt zustande kommt. Die Knospen werden dabei nicht nur radialschief, sondern auch tangentialschief geneigt. Diese Ablenkungsrichtung ist stets der wirksamen höheren Knospe entgegengesetzt, und somit je nach der Form und den Kontaktverhältnissen der Knospen verschieden (siehe S. 54 u. 61). Wenn die Druckwirkung der Außenlage bei den genannten Verhältnissen der Knospen entkräftet wird, so wird selbst bei unmittelbarer Berührung der Knospen nicht immer ein wirksamer gegenseitiger Druck hervorgerufen.

Diese drei Modi des Kontaktes sind natürlich mit allen mögli-

chen verschiedenen Übergängen verbunden. So wird z. B. bei den Zapfen von *Abies*-Arten wie *A. cephalonica* der ursprüngliche 3er und 5er Kontakt annähernd beibehalten. Die Achse wächst hierbei hauptsächlich in der Längsrichtung, während die Schuppen sich schräg auswärts strecken. Die Neigung der Zeilen ist also bei der Mantelfläche sehr schräg, während bei der Achsenfläche die 5er und 3er Zeilen schon sehr steil sind und die nächst niederen Zeilen (2er) deutlich ins Auge fallen (Schumann '99, S. 293).[1]

Wenn die Organe als blattartige Gebilde unmittelbar nach oben wachsen, so entsteht in der Querschnittsansicht das sogen. Folioidensystem Iterson's, welches der horizontalen Projektion der Kreise in der Kegelfläche entspricht (l. c. S. 161). Im übrigen sind aber die näheren Umstände je nach der Form und der Querschnittshöhe der Blätter verschieden, und bisweilen kommt auch eine spätere Verschiebung vor. So erleiden z. B. bei *Liriodendron tulipifera* (Weisse '02, S. 488) die Blattspreiten sowie die zugehörigen Stiele der ursprünglich annähernd in $^2/_5$ angeordneten Blätter durch die zweiseitig zusammengedrückte Gestalt der Stipulartaschen eine schiefe Neigung und damit auch eine Divergenzabweichung, die einen Winkel von etwa $^1/_2$ erreicht.

Die nachherige Verschiebung der Blattspreiten kann unter Umständen auch eine Drehung der Tragachse herbeiführen. So werden z. B. bei den *Pandanus*-Arten die ursprünglich in $^1/_3$ angeordneten Blätter (Schwendener '94, S. 964; Strasburger '06, S. 625) durch die nachträgliche Verbreiterung der Blattbasen und den daraus erfolgenden ungleichen Widerstand auf den anodischen resp. kathodischen Seiten in eine homodrome Richtung gedreht. Bei den *Cyperus*-Arten wird das Drehungsmoment wahrscheinlich dasselbe sein.[2]

Wenn die Seitenorgane als kugelige Körper wie bei den Blütenknospen infolge der Volumenzunahme ihren gegenseitigen Kontakt länger beibehalten, während die Knospenkörper selbst mit

1) Was die Veränderung der deutlich sichtbaren Zeilen durch Streckung der Achse anlangt, siehe man Iterson l. c. S. 222.

2) Nach Schwendener (l. c. S. 6 u. 8) soll auch das Längenwachstum der Achse ein wichtiges Moment der Verschiebung sein. Es bedarf aber noch genauer Untersuchungen, das zu bestätigen.

schlankem, leicht beweglichem Stiel mit der Achse verbunden sind, so können die Kontaktzeilen je nach den Wachstumsverhältnissen der Achse, der Knospen sowie ihrem Stiel häufig Kontaktwechsel erfahren, und die Divergenzen weisen damit ein Hin- und Herschwanken auf, wie das folgende Beispiel deutlich zeigt.

§ 11. Mechanische Verschiebung der Blütenknospen bei *Scilla japonica* Bak.

Die Blütenspindel dieser Pflanze sind zu Anfang der Blütezeit mit dicht gedrängten kugeligen Knospen ersichtlich. Die Knospen sind ursprünglich mit Ausnahme einiger oberen im Kontakt 3 und 5 angeordnet. Zur Zeit des Photographierens weisen sie am oberen Teil des Spindels den Kontakt 2, 3 und 5 auf (Nr. 55, 58 u. 60 in Fig. 71, Taf. VII), während sie nach unten infolge der Streckung und Auswärtsbewegung der Stiele allmählich einen höheren Kontakt bemerken lassen. Die Spindel selbst stellt infolgedessen einen zugespitzten Kegel dar. Bei 37, 40, 42 und 45 sind die 3^{er} und 5^{er} Zeilen eben in einem rechtwinkligen Kreuz angeordnet. Die acht 8^{er} Zeilen sind aber dann bald in Berührung gekommen und bei 21, 24 u. 29 ist der dreizählige Kontakt 3, 5 und 8 deutlich ersichtlich. Bei den gewöhnlichen Spindeln mit einer verhältnismäßig geringen Anzahl von Knospen bleibt der Kontakt meistens in diesem Zustand; hier ist aber der Wechsel weiter gegangen und nach dem Erlöschen des 3^{er} Kontaktes ist ein etwa rechtwinkliger Kontakt 5 und 8 entstanden (0, 5, 8 u. 13). Noch weiter unten ist aber der Kontakt infolge der lebhaften Streckung der Achse sowie der Auswärtsbewegung des Stiels gänzlich verschwunden. Nach dem Verblühen wird der Stiel wieder negativ geotropisch und infolge starker Streckung der Achse werden die 2^{er} und 3^{er} Zeilen sehr auffallend.

Obwohl hier eine genaue Berechnung der Divergenzen ganz unmöglich ist, so lassen doch die herrschenden Kontaktverhältnisse deutlich eine Schwankung der Divergenz bemerken. Sieht man sich z. B. die Glieder der 5^{er} Zeilen an, so sind sie bei 16 und 21, wo der Kontakt 3, 5 und 8 entstanden ist, mit einer viel größeren

Divergenz sichtlich, als bei 50 und 55, wo der Kontakt 2, 3 und 5 herrscht.[1] Sieht man dieses Kontaktsystem als zylindrische Kugelsäule an, so entsprechen die Divergenzen 40° 11′ resp. 10° 42′ 30″ (Iterson l. c. S. 86).[2]

Weil hier der gegenseitige Druck der Knospen nur schwach ist, und weil ferner die Tragachse im Vergleich zum Stiel sehr dick ist, so sollten die regelmäßigen Kontaktwechsel hauptsächlich infolge der Neigung des Stiels entstanden sein.[3] Jedenfalls sind hier die Knospen auf der Kegelfläche annähernd nach dem Dachstuhlprinzip Schwendener's ('78, S. 12 ff.) verschoben.

Der Hauptgrund des Knospenkontaktes liegt hier nach allem darin, daß die Achsenstreckung noch wenig lebhaft ist; denn bei der starken Verlängerung der Achse erlischt der Kontakt in der länglichen Richtung einfach, ohne irgend welche Verschiebung der Knospen, wie De Candolle das vermittelst eines Modells demonstriert hat (zit. Schumann '99, S. 283).

Das zweite wichtige Moment ist hier die Volumenzunahme der Knospen, die mit der Achsenstreckung sowie mit der Zunahme der Spindelmantelfläche annähernd parallel vor sich gegangen ist, und welche den ursprünglichen Flankenkontakt annähernd beibehalten hat; denn sonst kommt der Kontakt nicht nur nicht in der Längsrichtung, sondern auch in der Querrichtung nicht mehr zustande. Diese beiden Momente, durch welche ein starker Kontakt aufrecht erhalten wird, sind die Vorbedingungen für die mechanische Verschiebung.

Als drittes Moment kommt dann die Festigkeit der Knospen sowie die Schlankheit des Stiels hinzu, durch dessen leichte Biegsamkeit die Verschiebung verwirklicht wird. Der gegenseitige Druck würde hier natürlich sehr schwach sein, aber doch schon genügen, um den Stiel seitlich zu biegen.

1) Dieses Aussehen kommt aber zum Teil von dem größeren Umfang des unteren Teils her.

2) Da aber das System wirklich eine kegelige Kugelsäule mit einem Winkel von etwa 10° darstellt, so muß die Divergenz nur etwas abgewichen sein (vgl. Iterson l. c. S. 178).

3) Der Stiel von Blüten Nr. 1 zeigte hier eine anodische Ablenkung von mehr als 10°. Dies beruht darauf, daß die Knospen in der Stelle des rechtwinkligen Kontaktes 3 und 5 infolge der Divergenzverminderung, die in der Stelle des dreizähligen Kontaktes 3, 5 und 8 die Größe von 1° 2′ 12″ und in der Stelle des rechtwinkligen Kontaktes 5 und 8 die Größe von 9′ beträgt, und die sich nach unten sukzessive Knospen hindurch summiert, allmählich anodisch abgelenkt worden sind.

Als weiteres Moment kommt endlich die Wachstumskrümmung des schlanken Stiels in Betracht, durch dessen Länge und Neigung am oberen Teil des Spindels ein niederer Kontakt hervorgerufen wird, während nach unten allmählich höhere Kontaktzeilen eingeleitet werden. Dieses Moment ist allerdings in den gewöhnlichen Fällen nicht unbedingt notwendig. In diesem Falle ließen sich aber in rein geometrischer Hinsicht verschiedene Zeilenwechsel gleichzeitig bemerken.

§ 12. Bedingungen für die mechanische Verschiebung.

Die beiden ersten eben erwähnten Momente stellen stets die Vorbedingungen der mechanischen Verschiebung dar. Erwähnt sei aber, „dass auch eine vollkommene Berührung noch kein Beweis für einen wirklich vorhanden Druck liefert" (Vöchting '03, S. 110), weil die Achse und die Seitenorgane dabei ganz gleichmäßig gewachsen sein können. Im Allgemeinen würde es für die Pflanzen viel zweckmäßiger sein, wenn die Achse und die Seitenorgane gleichmäßig wüchsen, als zur Wachstumsphase einen Druck und eine Verschiebung zu erleiden.

In Wirklichkeit bilden dann aber die Festigkeit der Tragachse, der Seitenorgane, der Stiele sowie der Insertionsstelle noch wichtige Momente; denn die Resultate können je nach der Festigkeit des mechanischen Systems sehr verschieden sein. Sind die Achse sowie die Seitenorgane relativ fest, der Stiel aber leicht biegsam, so kommt natürlich durch Gleitung der Organe, wie beim *Scilla*-Spindel, eine regelrechte Verschiebung vor. Wenn aber der Stiel sehr kurz oder verdickt ist, so wird unter Umständen die Ablenkung der Organe sehr erschwert, und die Bewegung wird dann immer stärker auf die Achse oder die Organe übertragen. Ist hierbei die Achse sehr schlank oder leicht drehbar, so resultiert aus dem tangentialen Schub eine Drehung der Tragachse. Ist hingegen die Achse sehr dick oder drehungsfest, so kann natürlich eine Verschiebung nie zustande kommen und die Organe selbst bekommen infolge des passiven plastischen Wachstums eine

asymmetrische Form.[1] Das nähere Verhalten ist also stets von der Festigkeit des Organsystems abhängig. Eine wirkliche Verschiebung braucht mithin selbst beim Vorhandensein eines Verschiebungsmoments in den Seitenorganen nicht notwendigerweise zustande zu kommen.

In Wirklichkeit ist aber die Frage, ob eine Verschiebung oder eine Drehung bewirkt worden ist, oder nicht, nicht leicht zu entscheiden. Der Kontakt wird in Allgemeinen bei den dicht gedrängten Organen mit höheren Zeilen meist länger beibehalten, der Ablenkungswinkel wird aber bei den höheren Zeilen immer kleiner (Schwendener '83, Taf, VIII; Iterson '07, Taf. II, VII u. VIII). Bei den Organen mit höheren Zeilen kann auch die Zahl der Zeilen selbst je nach dem Ernährungszustand öfter verschieden sein, so daß die vergleichenden Untersuchungen nicht immer zuverläßig sind (Weisse '97, S. 471; Schumann ,99, S. 257; Jost '99, S. 203). Die Kontaktverhältnisse auf der Mantelfläche stellen auch nicht immer die der ursprünglichen Achsenfläche dar, außer wenn die Organe höckerartig sind (vgl. Schwendener '78, S. 41; Schumann '99, S. 288; Jost '99, S. 205; Leisering '02, S. 618), während die an der Achsenfläche sich zu Anfang der Phasen ohne Verletzung der Organe nie genau ermitteln lassen. Beim erwachsenen Zustand aber sind die Kontaktverhältnisse infolge der Streckung der Achse schwer bemerkbar geworden (Iterson l. c. S. 222). Eine schwache Torsion kann auch als Resistenztorsion zustande kommen (Teitz '88, S. 419). Die Divergenz selbst ist überhaupt keine so konstante Größe, wie bei den geometrischen Figuren, obwohl bei den dicht zusammengedrängten Organen derartige Ungleichmäßigkeiten bei der weiteren Entwicklung, besonders bezüglich der Oberflächenansicht, zu Gunsten der Raumausfüllung mehr oder minder sekundär ausgeglichen werden.

Alle diese Erscheinungen, die im Zusammenhang mit den obwaltenden mechanischen Verhältnissen stehen, erschweren eine sichere Antwort, außer wenn der Vorgang ganz klar ist, oder wenn man den Verlauf wie z. B. durch Photographieren genau

1) Die Quirlstellungen sind natürlich immer ausgenommen, weil dann der Dachstuhl symmetrisch gelagert ist oder die beiden Sparren gleichlang sind.

verfolgte. Es ist leicht zu begreifen, daß bei den *Pinus*- und *Abies*-Sprossen und -Zapfen, u. dgl. diese Frage so häufig diskutiert worden ist (Schwendener '78, S. 40; '83, S. 742; '94, S. 963; '99, S. 895; '02, S. 249; Schumann '99, S. 238; Jost '99, S. 193; '02, S. 21; '02, II, S. 228). Die Verschiebungen können unter Umständen wohl zustande kommen, weil es sich teils um schwache Ablenkungen frei beweglicher Körper, teils um die Drehung der darunter befindlichen Tragachse handelt, was aber auffallende individuelle Verschiedenheiten hervorrufen kann. Jedenfalls scheinen mir aber diese Fälle keine guten Beispiele zu sein.

Ein eklatantes Beispiel der Verschiebung liefern aber die *Helianthus*-Köpfchen, die zuerst von Schwendener ('00, S. 1042) dann aber besonders von Leisering mittelst photographischer Aufnahmen genauer untersucht worden sind ('02, I, S. 378; '02, II, S. 613).

Es wurde von ihm klar gestellt, „dass in der Tat..... Verschiebungen vorkommen," und, „dass alle diejenigen Vorgänge, die mit solchen Verschiebungen zusammenhängen, und aus denen sie sich erschliessen lassen, d. h. Aenderung des Dachstuhlwinkels, der Divergenz und des Verhältnisses zwischen Organdurchmesser und Scheitelumfang, bei den untersuchten Exemplaren in vollkommenster Uebereinstimmung neben einander hergingen. In einigen wenigen Fällen war es sogar gelungen, Contactwechsel zwischen den Organen festzustellen und in Abbildungen zu veranschaulichen" ('02 B, S. 613). Die Veränderung des Dachstuhlwinkels sowie die der Divergenz geschehen allerdings nicht nur an der Oberfläche, sondern auch an der Basis der Blüten auf den Scheiben, hier aber in mehr oder weniger vermindertem Masse. Es ist ein merkwürdiges Beispiel des plastischen Wachstums, daß das so fest gebaute Rezeptakulum durch die Wachstumskraft und Anordnung der ansitzenden Seitenorgane eine wenn auch nur schwache Torsion erfahren kann.[1])

Was nun die Drehung der *Spiranthes*-Ähre anbetrifft, so ist zunächst zu bemerken, daß der Kontakt der Knospen vermöge

1) Was das plastische Wachstum der Pflanzen anbetrifft, vgl. man Pfeffer '93, S. 268.

einer unter Stützung des Deckblattes vor sich gehenden Volumenzunahme und Rückenknickung zur Zeit der Verschiebungs- und Wendungszeit wohl erhalten bleibt. Die Kontaktverhältnisse sind aber je nach den Wachstumsverhältnissen der Achse und der Knospen verschieden, weil die Knospen schief nach oben herausragende spindelförmige Körper darstellen, und so kommen bisweilen sogar die zweithöheren 8er Zeilen in Berührung (Fig. 5 a und 9 e, Taf. III). Die Wirksamkeit und die Fortpflanzungsweise der Druckwirkung sind in einer und derselben Zeile auch wegen der Ungleichheit der Länge der Hebelarme je nach der Richtung—akrofugal oder akropetal—verschieden, wesentlich anders als bei den Walzen des Modells, bei denen die Berührungs- und Fortpflanzungsweise ganz gleichgültig sind. Die Verschiebung wird hier erst durch die Neigung der Knospen repräsentiert, während sie beim Modell unmittelbar durch die Bewegung der Walzen verwirklicht wird.

Zu Anfang der Verschiebungsphase wird die Neigung hauptsächlich durch das Längen- und Dickenwachstum der Tragachse sowie der Knospen bedingt, wie bei dem Dachstuhlprinzip. Die Neigungsrichtung wird aber ausschließlich von den oberen Knospen und zwar meist von der 3er Zeile akrofugal bestimmt. Nicht selten kann aber auch die 5er Zeile die wirksamste sein, wobei die 3er Zeile als Koordinationszeile der ersteren entgegenwirkt. Jedenfalls kommt aber die 2er Zeile zur Zeit der Verschiebungsphase kaum in Betracht; sie ist sogar nicht einmal im Stande, an der Knospenneigung teilzunehmen. Nichtsdestoweniger ist das Verhalten der Zeilen im Großen und Ganzen dem Dachstuhl mit drei Sparren ähnlich, insofern der 5er Überschichtungskontakt in Betracht kommt. „Haben z. B. die Organe das Bestreben, in longitudinaler Richtung relativ stärker zu wachsen als das Ganze," oder wenn bei *Spiranthes* hier die Achsenstreckung nicht lebhaft ist,—„so wird der mittlere Sparren des Dachstuhls vorzugsweise belasted, unter Umständen so stark," daß er in die entgegengesetzte Richtung gekehrt wird (Schwendener '78, S. 36–37).

Nach der Rückenknickung, die stets unter Stützung des Deckblattes ausgeführt wird, stellt nun jede Knospe in sich selbst

ein eigentliches Bewegungsorgan dar, und durch ihren Spitzendruck zwingt sie sich eben in diejenige Richtung, sei es kathodisch oder anodisch, zu wenden, nach welcher sie schon verschoben ist. Nicht nur für sich zeigt sie dieses Bestreben, sondern sie veranlasst auch die unmittelbar darüber befindlichen Knospen sich in die nämliche Richtung zu wenden. Diese akropetale Wirkung wird stets kraftvoll ausgeführt. Bei den kathodischen Wendungen aber, besonders bei den stark wachsenden oder schlanken Achsen, ist der Spitzendruck nicht sehr wirksam; er verliert sogar seine Wirkung gänzlich, weil die 5er und 2er oberen an Höhe resp. Breite zu weit von der unteren, drückenden Knospe entfernt sind. Bei den anodischen Verschiebungen hingegen tritt er in voller Wirkung, kann sogar die kathodische Verschiebung der 3er oberen überwinden und die Neigungsrichtung der letzteren sekundär modifizieren. Falls die Neigungsrichtung noch nicht bestimmt ist, so wird die Wendungsrichtung durch diesen Spitzendruck und die darauf folgende Gleitung von neuem entschieden, außer wenn die Knospen schon aufgeblüht sind. Daß sich die Knospen, selbst bei den Quirlstellungen, wo die Neigungen der beiden Sparren gleich und symmetrisch sind, endlich in eine bestimmte Richtung wenden, ist wohl dem Knickungsbestreben zuzuschreiben. Diese Knickung stellt ja ein eigentümliches Wendungsmoment der *Spiranthes*-Knospen vor.

Die Drehung der Achse wird aber bei *Spiranthes* nicht ausschließlich durch Verschiebung und Wendung der Knospen verursacht, denn die Achse dreht sich selbst beim Erlöschen des Kontaktes oder beim Abschneiden der Knospen, stets kathedisch. Die Achsendrehung ist also keine notwendige Folge der Verschiebung. Es ist daher auch wohl ein Grenzfall denkbar, nämlich daß die Blüten sich wenden, die Achse sich aber nicht dreht, wobei natürlich der Druck, der vermittelst des Deckblattes auf das Polster übertragen wird, ohne Wirkung geblieben sein muß. In Wirklichkeit schreitet aber beides stets Hand in Hand fort, was ohne Weiteres einen korrelativen Zusammenhang der anatomischen und mechanischen Verhältnisse erkennen läßt.

Die Druckwirkung der Knospen ist besonders bei der ano-

dischen Drehung wohl konstatierbar; denn dabei wirkt die Druckdrehung der Achsendrehung entgegen und überwindet so die letztere, während bei der kathodischen beide Wirkungen zusammenfallen. Daß in den gewöhnlichen Fällen die kathodische Auflösung bevorzugt ist, ist also teils den Kontaktverhältnissen, teils aber der Drehungstendenz der Achse zuzuschreiben; denn die Drehung selbst kann, besonders zur anfänglichen Phase, die Kontaktverhältnisse bedingen.

B. Wachstumstorsion.

Krümmung, Drehung und Windung sind ganz allgemeine Erscheinungen im Pflanzenreich. Im ursachlichen Zusammenhang unterscheiden wir zwei Arten, d. h. die hygroskopischen und die Wachstums-(und Turgor-)bewegungen. Die Wachstumstorsionen können nun auch durch verschiedene Mechanismen sowie deren Kombinationen verursacht werden.

Sie können zunächst entweder passiv oder aktiv sein. Unter „ passiv " verstehe ich diejenigen Fälle, bei denen die tordierende Kraft sich außerhalb des drehenden Teils befindet, und bei denen sie auf die sukzessiven Querzonen einen tangentialen Schub ausübt. Sie wirkt häufig als einarmiger Hebel, der durch eine Last oder durch eine tropische Bewegung der Seitenorgane oder der gekrümmten Achse selbst entsteht. Nicht selten wird die Torsion auch durch die mechanische Verschiebung der Seitenorgane verursacht, wie z. B. beim Anfang der anodischen Drehung der *Spiranthes*-Ähre. Sie ist natürlich eine Art von Zwangsdrehung im Sinne Schwendener's ('02, S. 263), hier sei es aber mit De Vries ('92, S. 171) als Druckdrehung bezeichnet.

Unter „ aktiv " verstehe ich diejenige Drehungen, deren tordierende Kraft innerhalb des drehenden Teils selbst vorhanden ist. Sie können ferner, entweder „ unbegrenzt " sein, wie bei den normalen Drehungen, oder „begrenzt", in dem Sinne, daß die Richtung und Größe der Drehung ausschließlich von der Richtung und Größe der Schraube des Resistenzgewebes bestimmt und beschränkt werden, wie z. B. bei den Zwangsdrehungen von De Vries oder den von Teitz.

Die Zwangsdrehungen von De Vries zeichnen sich durch das Spiraligwerden der Blattstellung und durch die Verwachsung der Blattbasen sowie der damit verknüpften anatomischen Veränderungen aus (siehe l. c. S. 65, 83u. 86), während die von Teitz nur durch den gewöhnlichen tangentialschiefen Verlauf des Gefäßbündels herbeigeführt werden ('88, S. 419). Da aber De Vries im Anschluß an Braun und Magnus den Terminus Zwangsdrehung ausschließlich auf die ersteren beschränkt zu sehen wünscht, und da es in morphologischer Hinsicht auch viel bequemer ist, so möchten wir die erstere einfach als Zwangsdrehung und die letztere als Teitz'sche Drehung bezeichnen, obwohl sie in mechanischer Hinsicht in gleicher Weise eine Rückdrehung der Resistenzgewebe sind.

Unter den normalen unbegrenzten Drehungen können wir ebenfalls verschiedene Typen unterscheiden. Sie können einfach durch den Wachstumskontrast der inneren und der peripherischen Zellschichten verursacht werden. In diesem Fall bedarf es aber wenigstens im Anfangsstadium eines bestimmten Anstoßes, durch welchen die Richtung bestimmt wird. Sie ist also wenigstens anfangs passiver Natur. Einmal gegeben, geht dann die Drehung, sofern der Wachstumskontrast der inneren und äußeren Schichten stark genug ist, immer weiter fort. Daß sich die frei wachsenden oder sich um eine schlanke Stütze windenden Schlingpflanzen homodrom drehen wie die Nutationsbewegung selbst, ist meines Erachtens einem bestimmten Nachdruck der rotierenden Nutation zuzuschreiben. Die antidrome Drehung um dickere Stützen ist hingegen eine Folge der späteren entgegengesetzten Schubwirkung bei der sogen. Greifbewegung (Schwendener '81, S. 1081; Kolkwitz '95, S. 517). Der Drehungsgrad selbst, welcher je nach den Arten sehr verschieden ist, scheint aber hauptsächlich durch die spezifische Drehbarkeit der Achse herbeigeführt zu werden.

Wenn aber die dynamischen Gewebe in einer bestimmten Anordnung um die Widerlage verteilt sind, wie bei der *Spiranthes*-Achse, so ist es keines Anstoßes mehr bedürftig, weil die Richtung durch den Wachstumskontrast der Gewebe selbst bestimmt wird. Bei der kathodischen Drehung dieser Achse ist also die aktive

Drehung gleichsinnig mit einer passiven Druckdrehung verbunden und wird von der letzteren, nämlich von den Kontaktverhältnissen der Knospen, noch unterstützt. Die Achsendrehung kann aber auch von der Druckdrehung sekundär verändert oder gänzlich verhindert werden.

Die unbegrenzte Torsion kommt auch vor, „wenn die einzelnen Elemente des Organs das Bestreben haben, sich zu drehen," oder „wenn die quadratischen Flächenelemente concentrischer Schichten das Bestreben haben, rhombisch zu werden" (Nägeli und Schwendener '77, S. 415). Der erste Fall ist aber meines Wissens bei keiner Wachstumstorsion beobachtet worden, während der letztere nach Schwendener und Krabbe ('92, S. 60) bei der Orientierungstorsion der dorsiventralen Organe vorkommen soll.

Was nun die Welkungstorsion anbetrifft, so ist zunächst zu bemerken, daß hieran keine physiologische Tätigkeit beteiligt ist, oder daß sie nur eine tote Bewegung ist, wie bei den anderen physikalischen Bewegungen. Es ist der Kohäsionszug des Zellsaftes, der hier wesentlich als dynamischer Faktor ins Spiel tritt. Es entsteht aber keine besondere Membranverdickung wie bei den hygroskopischen Bewegungen, sondern es sind nur die langgestreckten, tangentialschief angeordneten Zellen, durch deren Querverschrumpfung solche Fortdrehung zustande kommt. Bei *Spiranthes* und dgl. hat diese Torsion natürlich keine biologische Bedeutung, weil sie bei der normalen Entwicklung niemals vorkommt. Unter Umständen könnte sie aber wohl eine wichtige Rolle bezüglich der biologischen Leistung spielen. Jedenfalls scheint diese Torsion einen Übergang der Wachstumstorsion in die hygroskopische Torsion vorstellen zu können.

VIII. Übersicht der Ergebnisse.

Das Adossieren des ersten Vorblattes der Achselknospe ist ein rein innerer Vorgang. Ein starker Druck von der inneren Seite kann aber das Vorblatt veranlassen, aus der Medianebene mehr oder minder abzuweichen.

Das zweite Blatt wird im Anschluß an das erste auf der

äußeren Seite des Knospenscheitels angelegt. Die Medianabweichung desselben wird hauptsächlich durch die Druckverhältnisse bedingt, falls das erste Vorblatt nicht stark von der Medianebene abgewichen ist.

Das Tragblatt übt vermittelst seines Mittelnervs einen starken Druck aus. Die Entwicklung der Wurzel in der Grundachse vermindert den Druck, welcher von den umgebenden Scheiden auf die Achselknospe ausgeübt wird. Die Medianabweichung des Tragblattes und des Vorblattes, die Lage der Wurzel, die Stärke des Drucks von den äußeren und inneren Seiten bestimmen mithin in verschiedenen Kombinationen die Medianabweichung des zweiten Vorblattes.

Diese Druckwirkung wird aber mit der Steigerung der Phyllome immer undeutlicher, und die weitere Blattanlegung in der Achselknospe wird ausschließlich durch die obwaltenden Raum- und Anschlußverhältnisse bedingt.

Die Richtung der Blattspirale wird meistens durch das zweite Blatt bestimmt. Die relative Häufigkeit der rechts- und linksläufigen Spiralen ist nahezu gleich, oder folgt dem Gesetz der Wahrscheinlichkeit. Bei den Schwesterähren entspricht sie somit annähernd $(L+R)^2$.

Die Stellungsverhältnisse der Rosetten- und Stengelblätter entsprechen dem Kontakt 1 und 2. Dieser geht dann oberhalb der höheren Stengelblätter in den 2 und 3 der Deckblätter über.

Die Blätter nehmen nach dem Entstehen sekundär an Breite zu. Bei den Rosettenblättern und unteren Stengelblättern kommt stets eine Doppelberindung vor, so daß die Berindungsverhältnisse sekundär in den Kontakt 0 und 1 umgeändert werden. Bei der Infloreszenzachse nähern sich diese Verhältnisse auch mehr oder minder dem Kontakt 1, 2 und 3.

Die Blütenknospen, die Achselprodukte der Deckblätter, werden bei ihrer weiteren körperlichen Entwicklung infolge der Druckwirkung der äußeren Blattscheiden und Deckblätter radialschief nach oben gerichtet. Alle 2^{tr} Knospen berühren sich mithin nur in ihren basalen Teilen nahe der Achsenfläche. Die der 3^{tr} Zeilen berühren sich hingegen mit ihrer Spitze resp. Flanke. Die

Knospen werden auch infolge ihrer Aufwärtsneigung mit der sukzessiven 5^{er} oberen in sekundären Kontakt gebracht und bedecken mit ihrer Spitze schwach tangentialschief die Basis der oberen. Beim dicht gedrängten Zustand der Ähre fallen die fünf 5^{er} Zeilen am deutlichsten ins Auge, während die zwei 2^{er} Zeilen sich kaum als solche bemerken lassen.

Die Blätter sind von Anfang an schief in die Stammfläche eingefügt. Ihre untere Hälfte liegt bei dem Kontakt 1 und 2 auf der anodischen Seite, bei dem 2 und 3 aber auf der kathodischen Seite. Diese Insertionsschiefe verschwindet aber bei den Scheidenblättern infolge der nachherigen Verdickung der Achse gänzlich, bei den Deckblättern jedoch nicht. Die Knospen wachsen als Achselprodukte der Deckblätter gleich kathodisch geneigt aus.

Die Verdickung der Infloreszenzachse ist nicht gleichmäßig, sondern steht mit der Entwicklung der Knospen im engeren Zusammenhang. Es entwickelt sich nämlich der unmittelbar unterhalb der Knospenansatzstelle befindliche Teil der Rindenschicht als Polstergewebe, so daß die gesamte Achsenoberfläche mit den schraubenwendig angeordneten Erhebungen ersichtlich ist. Die Polster sind infolge der unmittelbaren seitlichen Berührung mit den 2^{er} unteren Knospen gleich kathodisch geneigt wie die Knospen selbst.

Es gibt bei der *Spiranthes*-Ähre noch einige andere Stellungen. Der Kontakt 1 und 2 der Stengelblätter geht nämlich nicht nur in den 2 und 3, sondern auch in den 2 und 2, 3 und 3 oder 3 und 5 über. Der Kontakt 2 und 3 der Deckblätter geht auch in den 3 und 3 oder 3 und 4 über. Der Kontakt 3 und 5 wird bisweilen auf den 3 und 4 reduziert. Beim Übergang der Hauptreihe in die anderen Reihen geht das eine System der Koordinationszeilen der alten Stellung unmittelbar in die neue Stellung über, während das andere sich verzweigt oder vereinigt.

Beim Übergang des Kontaktes 2 und 3 oder 3 und 5 in den 3 und 4 wird die Grundspirale stets umgewandt. Der Übergang geht bald schnell, bald langsam vor sich, und es kommen sogar Fälle vor, daß vor der Feststellung eines neuen Kontaktes der ältere wieder hergestellt wird. Bei den mehrfachen Systemen der

Spiranthes-Ähre kommen reine Quirle nur selten vor, sie sind nämlich meistens schwach rechts- oder linksläufig.

Bisweilen kommen auch Dédoublements verschiedenen Grades vor, deren Teilglieder bald im Anschluß an die annähernd gleich hoch gestellten, dicht daneben befindlichen Lücken, bald aber oberhalb einer großen Lücke angelegt werden. Nach dem Entstehen des Dédoublements ändern sich plötzlich die Kontaktverhältnisse.

Bisweilen erfahren die Ähren auch eine ein- oder zweimalige Gabelung. Die Stellungsverhältnisse sind vor der Gabelung stets unregelmäßig. Die der Gabelzweige sind aber meist regelmäßig und sie können dabei entweder gleich oder verschieden sein.

Die Gefäßbündel laufen die nächst höheren Zeilen der höchsten Kontaktzeilen entlang. Sie stehen in keinem Zusammenhang mit der Achsendrehung sowie mit deren Grad, oder sie werden dabei höchstens passiv mitgedreht, ganz unabhängig davon, ob ihre ursprüngliche Laufrichtung mit der Drehungsrichtung zusammenfällt oder nicht.

Die Blütenknospen von *Spiranthes* besitzen ein eigentümliches Bestreben sich bei ihrer Orientierungsbewegung am oberen Ende des Fruchtknotens dorsinastisch zu knicken. Bei der normalen aufrechten Lage der Ähre drücken sie daher mit ihrer Knospenspitze unmittelbar nach innen. Dieser Druck der Knospen tritt aber erst unter Stützung des Deckblattes in volle Kraft, sonst werden sie an ihrer schlanken Stielbasis leicht rückwärts nach außen gebogen.

Das Deckblatt ist mit seiner breiten Basis in die Achse eingefügt und bedeckt die Knospe dicht von außen. Die Knospen werden dadurch bei ihrer Entwicklung mit einander in engerer Berührung gebracht, und ihre Auswärtsrückung wird sehr erschwert. Nach der tangentialen Richtung wird die Knospe hingegen mitsamt dem Blatt und Polster leicht geneigt.

Die Knospen werden bei der Volumenzunahme vor der Orientierungsphase von den oberen Knospen akrofugal verschoben.

Die Verschiebungsrichtung ist aber je nach den Kontaktverhältnissen, die durch die Wachstumsverhältnisse der Achse und der Knospen sekundär bestimmt werden, verschieden. Die ursprüngliche kathodische Neigung wird dabei bei den dickeren oder kürzeren Ähren, falls der 5^{er} Überschichtungskontakt wirksam ist, anodisch verschoben. Diese Verschiebung kann ferner, falls die Rückenknickung der Knospen früher eintritt, unmittelbar in die anodische Wendung übergehen. Bei den meisten Fällen wird aber diese erste anodische Verschiebung infolge des Wirksamwerdens der 3^{er} oberen später wieder kathodisch. Bei den schlanken oder sich lebhaft streckenden Ähren kommt aber die anodische Verschiebung niemals vor und die ursprüngliche Neigung geht unmittelbar in die kathodische Verschiebung und Wendung über.

Bei der Rückenknickung tritt dann ein starker Spitzendruck ein. Wenn sich die Spitze dabei noch auf der anodischen Seite der 5^{er} oberen befindet, so wendet sich die Knospe die 5^{er} obere als Stütze benutzend nach der anodischen Seite, drückt die 3^{er} obere in akropetaler Reihenfolge in dieselbe Richtung, und veranlaßt dieselbe sich gleich anodisch zu verschieben. Wenn sich aber die Spitze infolge akrofugalen Druckes der 3^{er} oberen auf der kathodischen Seite der 5^{er} oberen befindet, so wendet sie sich über den Rücken der 5^{er} oberen kathodisch und drückt die 2^{er} obere in dieselbe Richtung. Die Krümmungskraft der Knospen, die Form der Ähre, die Drehbarkeit der Achse, usw. können also auch die Wendungsrichtung verschieden beeinflussen. Man kann auch durch künstliche Veränderung der Kontaktverhältnisse die Wendungsrichtung modifizieren.

Bei dem Kontakt 3 und 5 ist die Wendungsrichtung stets anodisch und die Blüten sind in zweireihigen Spiralen angeordnet wie bei der normalen Ähre. Bei dem Kontakt 3 und 4 ist sie stets kathodisch und die Blüten sind in einer einreihigen dichten Spirale angeordnet. Bei den Quirlstellungen kommt gewöhnlich keine Verschiebung vor, erst nach der Knickung wenden sie sich nach beliebigen Richtungen. Wenn aber die Quirle schwach schraubenwendig sind, wie das gewöhnlich der Fall ist, so werden sie infolge des Drehungsbestrebens der Achsengewebe kathodisch ge-

wendet. Diese Richtung wird aber oft von dem oberen oder unteren Quirl beeinflußt.

An den Übergangsstellen der beiden Wendungen, die bei den Übergängen in verschiedene Stellungen sowie bei den normalen Ähren häufig vorkommen, sind die Ähren bisweilen mit einigen ungewendeten Blüten ersichtlich. Die Drehung der Achse wird dabei beinahe gänzlich verhindert.

Die Drehung der *Spiranthes* ist keine reine Druckdrehung. Die Achse ist von Vornherein mehr oder minder drehbar. Die Achsendrehung kommt also selbst bei denjenigen Ähren vor, deren Knospen vorher abgeschnitten sind, oder deren Knospenkontakt früher erloschen ist.

Die Torsionsgröße wird durch das Massen- und Wachstumsverhältnis des Zentralzylinders und der Polster, sowie durch das Arrangement der letzteren bedingt. Bei der stark drehbaren Achse sind die Polster relativ stärker entwickelt, bei der minder drehbaren aber nicht. Eine lebhafte Drehung kommt aber nur bei der einseitigen Entwicklung der Polster zustande. Bei der quirlförmigen Entwicklung derselben ist das nicht der Fall, weil der Wachstumskontrast infolge der plastischen Drehung des Zylinders nicht beibehalten wird.

Die Drehungsrichtung der Achse ist, sofern die Druckdrehung der Knospen außer Acht gelassen wird, stets kathodisch. Dies beruht hauptsächlich auf bestimmtem Arrangement der sukzessiven Polster um den Zylinder. Die ursprüngliche, kathodische Neigung der Polster wirkt dabei auch mit.

Das Bestreben zur kathodischen Drehung ist aber nicht sehr stark. Daß die durch die Druckverhältnisse der Knospen verursachte, anodische Drehung häufig vorkommt, ist ein Beweis dafür. Bei der Verhinderung der Spitzenrotation der Ähre kommen sogar wiederholte Umdrehungen der Achsendrehung und der damit zusammenhängenden Blütenwendung vor. Daß die Ähre sich meist kathodisch dreht, ist also so zu verstehen, daß die eigene kathodische Drehungstendenz der Achse durch die Druckdrehung unterstützt wird.

Bei den schlanken Ähren mit zahlreichen Blüten tritt häufig eine Schraubenwendung der Achse auf. Ihre Richtung ist stets mit der aufgelösten Blütenspirale selbst homodrom. Bei den stark aufgelösten antidromen Spiralen ist also auch die Windungsrichtung antidrom und bei den geraden Spiralen sind auch die Achsen gerade und einfach geneigt. Bei den halbierten Ähren ist das Verhältnis ähnlich, obwohl die Achsendrehung bei ihnen kaum zu bemerken ist.

Der schon gedrehte, aber noch nicht stark verholzte Teil der Achse dreht sich bei Wasserentziehung oder beim Welken und Trocknen in derselben Richtung weiter. Bei dem ursprünglich geraden Teil der Achse kommt aber eine derartige Welkungstorsion niemals vor. Dies beruht ausschließlich auf der Verminderung des Querdurchmessers der langgestreckten und tangentialschief geneigten Zellen beim Wasserverlust.

Die dorsinastische Knickung der *Spiranthes*-Blüte ist stark charakterisiert. Selbst in den gezwungenen Lagen der Blüte verändert sich diese Knickung nicht viel regulatorisch.

Wenn das Deckblatt abgeschnitten wird, erreicht die Blüte durch ihre geotropische Aufwärtsbewegung und Torsion am basalen Teil des Fruchtknotens sowie durch ihre Rückenknickung leicht ihre normale Ruhelage. Bei der inversen Lage der entblätterten Ähre wenden sich die Blüten alle aus- und aufwärts, und erreichen leicht ihre Ruhelage, in aufrechter Stellung wenden sich aber alle einwärts, so daß die Orientierung erst nach der Streckung der Achse möglich wird. Bei der horizontalen Lage der entblätterten Ähre strecken sich alle Blüten aufwärts, so daß die Ähre mit einseitigen, dicht zusammengesetzten Blüten ersichtlich ist. Jedes angehörige Polster wird dabei auch mehr oder minder aufwärts geneigt. Die Wendungsrichtung der Krone ist aber je nach den Seiten der Achse verschieden; die der oberen und seitlichen Blüten ist akroskop, die der unteren aber basiskop oder diaskop. Die Einseitswendigkeit der Blüten ist bei den mit einem Zenithwinkel von 135°–150° abwärts geneigten Ähren am deutlichsten sichtbar. An der horizontalen Klinostatenachse rücken die Knospen durch ihr autotropisches Eigenwinkelbestreben alle auswärts,

die dorsinastische Knickung nimmt dabei kaum mehr zu als bei der einseitigen Schwerwirkung. Die Torsionsgröße der Achse wird aber bei den entblätterten Ähren stets vermindert.

Bei den unverletzten Ähren wird die Orientierungsbewegung infolge der Stützung des Blattes sehr erschwert, und infolge der Achsendrehung mehr oder minder verwirrt. Die Blütenbewegung selbst beeinflußt aber auch die Achsendrehung. Das Verhalten der Blüten und der Achse steht mithin im korrelativen Zusammenhang und ist je nach der Drehbarkeit und Neigung der Achse sowie dem Orientierungsvermögen der Blüten sehr mannigfaltig.

An der horizontalen Klinostatenachse wenden sich die Blüten der unverletzten Ähre infolge der Verhinderung durch das Stützblatt nicht stark auswärts, wie bei den entblätterten, sondern sie werden im Zusammenhang mit der eigenen Achsendrehung kathodisch auswärts geneigt. Die Streckungs- und Drehungsgröße der Achse ist dabei annähernd dieselbe, wie bei der normalen aufrechten Ähre.

Bei der inversen Lage der Ähre können die Blüten, falls die Stützung durch das Blatt sehr locker ist, durch einfache Aufwärtsknickung auf der Lateralflanke des Fruchtknotens leicht ihre Ruhelage erreichen. Wenn aber ihr Aufwärtsbestreben nicht kräftig oder die Stützwirkung des Blattes sehr stark ist, so können sie ihre plagiotrope Ruhelage nicht mehr erreichen, sondern sind mehr oder minder abwärts geneigt ersichtlich. Die dorsiventrale Regulation wird aber durch die Torsion des Fruchtknotens meistens erreicht. Die Achsendrehung ist dabei, besonders bei den stark abwärts gezogenen, geringer als die normale.

Bei der horizontalen Lage der Ähre verhalten sich die Blüten, falls die Achsendrehung nicht lebhaft ist, ähnlich wie bei den entblätterten. Die Krone ist aber meist deutlich akro- oder basiskop gerichtet. Bei den stark drehbaren ist die Blütenspirale infolge der Streckung der Achse mehr oder minder auffallend, aber erfährt eine Zergliederung, wobei die Blüten auf der oberen Seite der Achse dicht nebeneinander zu sehen sind. Die Torsionsgröße der Achse ist hierbei viel kleiner als die bei der aufrechten Ähre.

Bei den schief abwärts geneigten Ähren wird die Orientierung der Blüten auf der unteren Seite der Achse, sowohl klinotrop als auch dorsiventral, sehr erschwert. Die Achsendrehung ist aber größer als bei der horizontalen. Die Zergliederung der Blütenspirale ist auch deutlich sichtbar. Bei den schief aufwärts geneigten ist das Verhältnis ähnlich, mit Ausnahme der Orientierung, die nach oben immer leichter wird.

Literaturverzeichnis.

'73 **Airy,** M. H., On leaf-arrangement. Proc. Roy. Soc. 21, S. 176.

'01 **Baranetzky,** J., Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora 89, Ergbd. S. 138.

'04 **Bernard,** N., Recherches experimentales sur les Orchidées. Rev. gén. d. Bot. 16, S. 405.

'37 **Bravais,** L. und A., Über die geometrische Anordnung der Blätter und der Blütenstände. Übers. v. W. G. **Walpers.** Breslau. 1837.

'09 **Burgeff.** H., Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Jena.

'06 **Bücher,** H., Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. wiss. Bot. 43, S. 271.

'81 **Candolle,** M. C. de, Consideration sur l'etude de la phyllotaxie. Genève.

'91 **Čelakovský,** L. J., Über Doppelblätter bei *Lonicera periclymenum* L. und deren Bedeutung. Jahrb. f. wiss. Bot. 26, S. 1

'01 **Čelakovský,** L. J., Die Gliederung der Kaulome. Bot. Ztg. 59, S. 79.

'02 **Čelakovský,** L. J., Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen. Flora 90, S. 433.

'62 **Darwin,** Ch. Über die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insekten, und über die günstigen Erfolge der Wechselbefruchtung. Übers. v. H. G. **Bronn.** Stuttgart.

'83 **Delpino,** F., Teoria generale della fillotassi. Atti della R. Univ. di Genova. IV. Parte II.

'34 **Dutrochet,** R. J. H., Über die Auflösung der paarigen Blattstellung in die spiralige. Anhang **Bravais'** l. c. S. 209.

'86 **Eichholz,** G., Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 17, S. 543.

'76 **Falkenberg,** P., Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen. Stuttgart.

'09 **Fitting,** H., Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Bot. 1, S. 1.

'10 **Fitting,** H., Weitere Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. Ibid. 2, S. 225.

'80 **Goebel,** K., Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. d. Bot. Inst Würzburg. I, S. 353.

'83 **Goebel,** K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. **Schenk'**sche Handb. d. Bot. III, 1, S. 99.

'98/'01 **Goebel,** K., Organographie der Pflanzen. Jena.

'98 **Gravais,** A., Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. Bruxelles.

'95 **Groom,** P., Contributions to the Knowledge of Monocotyledonous Saprophytes. Journ. Linn. Soc. 31, S. 149.

'04 **Hering,** G., Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, S. 499.

'67 **Hofmeister,** W., Über die Frage: Folgt der Entwicklungsgang beblätterter Stengel dem langen oder dem kurzen Weg der Blattstellung? Bot. Ztg. 25, S. 33.

'68 **Hofmeister,** W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig.

'50 **Irmisch,** T., Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin.

'53 **Irmisch,** T., Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig.

'07 **Iterson,** jun, G. van, Mathematische und mikroskopische-anatomische Studien über Blattstellungen, nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Milliolinen. Jena.

'91 **Jännicke,** W., Bildungsabweichungen an Weigelien. Ber. d. D. B. G. 9, S. 266.

'99 **Jost,** L., Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Bot. Ztg. 57, I Abt. S. 193.

'02a **Jost,** L., Zweite Abhandlung. Bot. Ztg. 60, I Abt. S. 21.

'02b **Jost,** L., Zu Schwendener's Antwort auf meine Einwände gegen die mechanische Blattstellungstheorie. Ibid. II Abt. S. 225.

'08 **Jost,** L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2 Aufl. Jena.

'11 **Kniep,** H., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Bot. 48, S. 1.

'98 **Kny,** L., Ein Versuch zur Blattstellungslehre. Ber. d. D. B. G. 16, S. (60).

'95 **Kolkwitz,** R., Beiträge zur Mechanik des Windens. Ber. d. D. B. G. 13, S. 495.

'09 **Koriba,** K., Über die individuelle Verschiedenheit in der Entwickelung einiger fortwachsenden Pflanzen mit besonderer Rücksicht auf die Aussenbedingungen. Journ. Coll. Sc., Imp. Univ., Tokyo, 27, Art. 3.

'02a **Leisering,** B., Die Verschiebungen an *Helianthus*-Köpfen im Verlaufe bis zur Reife. Flora 90, S. 378.

'02b **Leisering,** B., Winkler's Einwände gegen die mechanische Theorie der Blattstellung. Jahrb. f. wiss. Bot. 37, S. 421.

'02c **Leisering,** B., Zur Frage nach den Verschiebungen an *Helianthus*-Köpfen. Ber. d. D. B. G. 20, S. 613.

'37 **Martins,** Ch. und **Bravais,** A., Bericht über die Arbeiten der Herren Schimper und Braun über die spirale Stellung der blattartigen Organe. Anhang **Bravais'** l. c. S. 183.

'69 **Masters,** M. T., Vegetable teratology. London.

'94 **Meinecke,** E. P., Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen. Flora 78, S. 133.

'02 **Miehe,** H., Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 37, S. 527.

'86 **Möbius,** M., Untersuchungen über die Stammanatomie einiger einheimischer Orchideen. Ber. d. D. B. G. 4, S 284.

'66 **Müller,** N. J. C., Das Wachstum des Vegetationspunktes von Pflanzen mit decussierter Blattstellung. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte vegetativer Organe. Jahrb. f. wiss. Bot. 5, S. 247.

'77 **Nägeli,** C. und **Schwendener,** S., Das Mikroskop. 2 Aufl. Leipzig.

'98 **Nathansohn,** A., Beiträge zur Kenntniss des Wachsthums der trachealen Elemente. Jahrb. f. wiss. Bot. 32, S. 671.

'11 **Nieuwenhuis,** M., Die Periodizität in der Ausbildung der Strahlblüten bei den Kompositen. Extr. Rec. Trav. bot. Néerland. 8, S. 108.

'85/'87 **Noll,** F., Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. I u. II. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. III, S. 189 u. 315.

'00 **Noll,** F., Über den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jahrb. 29, S. 361.

'10 **Pearl,** R. and **Surface,** F. M., Experiments in breeding sweet corn. Maine Agr. Exp. St., Biol. Lab. No. 18. Orono.

'93 **Pfeffer,** W., Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. math-phys. Kl. königl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 20, Nr. III, S. 235.

'04 **Pfeffer,** W., Pflanzenphysiologie. 2 Aufl. II. Leipzig.

'82 **Pfitzer,** E., Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. Heidelberg.

'02 **Potonié,** H., Die Pericaulom-Theorie. Ber. d. D. B. G., 20, S. 502.

'94a **Raciborski,** M., Die Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora 78, S. 244.

'94b **Raciborski,** M., Beiträge zur Kenntniss der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora 79, S. 92.

'90 **Rosenplenter,** B., Über das Zustandekommen spiraliger Blattstellungen bei Dikotylen. Diss. Berlin.

'02 **Rosenvinge,** L. K., Ueber die Spiralstellungen der Rhodomelaceen. Jahrb. f. wiss. Bot 37, S. 388.

'92/'99 **Schumann,** K., Morphologische Studien. I u. II. Leipzig.

'78 **Schwendener,** S., Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig.

'79 **Schwendener,** S., Ueber den Wechsel der Blattstellungen an Keimpflanzen von *Pinus*. Verhandl. d. Bot. Vereins d. Prov. Brandenb. Sitzungsber. S. 109.

'81 **Schwendener,** S., Ueber das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. S. 1077.

'83 **Schwendener,** S., Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzungsber. königl. Preuss. Akad. Wiss. Berl., (Sitz. d. phys.-math. Cl). S. 741.

'94 **Schwendener,** S., Zur Kenntnis der Blattstellungen in gewundenen Zeilen. Ibid. S. 963.

'95 **Schwendener,** S., Die jüngsten Entwicklungsstadien seitlichen Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Ibid. S. 645.

'99 **Schwendener,** S., Die Schumann'schen Einwände gegen meine Theorie der Blattstellungen. Ibid. (Gesammtsitz.) S. 895.

'00 **Schwendener,** S., Die Divergenzänderungen an den Blütenkopfen der Sonnenblume im Verlauf ihrer Entwicklung. Ibid. S. 1042.

'02 **Schwendener,** S., Die neusten Einwände Jost's gegen meine Blattstellungstheorie. Ber. d. D. B. G. 20, S. 249.

'92 **Schwendener,** S., und **Krabbe,** G., Untersuchungen über die Orientierungstorsion der Blätter und Blüten. Berlin.

'06 **Steinbrinck,** C., Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biol. Centralbl. 26, S. 657.

'06 **Strasburger,** E., Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. Jahrb. f. wiss. Bot. 43, S. 580.

'08 **Takeda,** H., Über die Drehungsrichtung der *Spiranthes*-Ähre (Japanisch). Hakubutsu no Tomo (博物之友) 8, S. 166.

'88 **Teitz,** P., Über definitive Fixierung der Blattstellung durch die Torsionswirkung der Leitstränge. Flora 46, S. 419.

'02 **Tobler,** F., Der Ursprung des peripherischen Stammgewebes. Jahrb. f. wiss. Bot, 37, S. 99.

'85 **Velenovský,** J., Ueber die Achselsprosse einiger *Smilax*-Arten. Flora 43, S. 1.

'95/'10 **Velenovsky,** J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag.

'82 **Vöchting,** H. von., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn.

'98 **Vöchting,** H. von, Ueber Blüthen-Anomalien. Statistische, morphologische und experimentelle Untersuchungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 31, S. 391.

'03 **Vöchting,** H. von., Ueber den Sprossscheitel der *Linaria spuria*. Ibid. 38, S. 83.

'11 **Vogler,** P., Neue variationsstatistische Untersuchungen an Compositen. Probleme und Reseultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen. Sonderabdr. Jahrb. 1910. St. Gallen. Naturw. Gesellsch.

'72 **De Vries,** H., Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. I, S. 223.

'89 **De Vries,** H., Ueber die Erblichkeit der Zwangsdrehung. Ber. d. D. B. G. 7, S. 291.

'92 **De Vries,** H., Monographie der Zwangsdrehungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 23, S. 13.

'01 **De Vries,** H., Die Mutationstheorie. I. Leipzig.

'89 **Weisse,** A., Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen. Flora 47, S. 114.

'91 **Weisse,** A., Über die Wendung der Blattspirale und die bedingenden Druckverhältnisse an den Axillarknospen der Koniferen. Flora 49, S. 58.

'94 **Weisse,** A., Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. Jahrb. f. wiss. Bot. 26, S. 236.

'97 **Weisse,** A., Die Zahl der Randblüthen an Kompositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung. Ibid. 30, S. 453.

'02a **Weisse,** A., Über die Blattstellung von *Liriodendron tulipifera*. Ber. d. D. B. G. 20, S. 488.

'02b **Weisse,** A., Ueber die Blattstellung an einigen Triebspitzen-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot. 37, S. 594.

'04 **Weisse,** A., Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamm-Succulenten, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Anschlussverhältnisse am Scheitel. Ibid. 39, S. 343.

'01/'03 **Winkler,** H., Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. I, Jahrb, f. wiss. Bot. 36, S. 1 ; II, Ibid. 38, S. 501.

Inhaltsverzeichnis.

Seite.

I. Einleitung. 1
II. Morphologisches und jährlicher Vegetationsverlauf. 6
Entwicklungs- und Bildungsabweichungen. 10
III. Blattstellung. 11
§ 1. Entstehung der Achselknospen. 11
§ 2. Bestimmung der Spiralrichtung. 14
§ 3. Relative Häufigkeit der rechts- und linkslaufigen Spiralen. . . . 21
§ 4. Weitere Anlegung der Blätter und Blütenknospen. 24
§ 5. Stereometrische Kontaktverhältnisse und Neigungen der Blätter. . 28
§ 6. Gestaltung der Infloreszenzachse. 30
§ 7. Seltene Stellungen in der Infloreszenz. 31
a) Der Kontakt 3 und 5. 31
b) Der Kontakt 3 und 3. 32
c) Der Kontakt 3 und 4. 34
α) Der Übergang des Kontaktes 3 und 5 in den 3 und 4. 34
β) Der Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 4. 36
γ) Der Übergang des Kontaktes 3 und 3 in den 3 und 4. 37
d) Der Kontakt 2 und 2. 38
§ 8. Das Dédoublement. 38
§ 9. Unregelmäßige Stellungen und Gabelung. 42
IV. Gefäßbündelverlauf und anatomische Notizen. 44
V. Wachstumsvorgänge der Ähre. 50
A. Verschiebung und Wendung der Knospen. 50
§ 1. Streckung der Ähre. 50
§ 2. Wachstum und Krümmung der Blütenknospe. 51
§ 3. Mechanische Bedeutung des Deckblattes. 52
§ 4. Stereometrische Kontaktverhältnisse der Blütenknospen. . . . 54
§ 5. Verschiebungen der Knospen. 55
§ 6. Wendungen der Knospen. 57
a) Normale kathodische Wendung. 59
b) Anomale anodische Wendung. 60
§ 7. Weiteres über die Wendungsvorgänge. 61
§ 8. Auflösungsvorgänge bei anderen Blütenstellungen. 67
a) Der Kontakt 3 und 5. 67
b) Der Kontakt 3 und 4. 68
c) Der Kontakt 3 und 3. 69
d) Der Kontakt 2 und 2. 71
§ 9. Die Wendungsrichtung der Knospen an den Übergangsstellen. . . 72
a) Der Übergang des Kontaktes 3 und 5 in den 3 und 4. 72
b) Der Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 4. 72

c) Der Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 3. 73
d) Der Übergang des Kontaktes 2 und 3 in den 3 und 4. 73
B. Drehung der Achse. 73
§ 1. Drehungsvorgänge der Ähren verschiedener Stellungen. 75
§ 2. Arrangement und Massenverhältnis der Achsengewebe und die Torsionsgröße der Achse. 77
§ 3. Das Verhalten der Ähre, deren Spitzenrotation verhindert wird. . 80
§ 4. Drehungsrichtung der Achse, deren Knospen vorher abgeschnitten wurden oder deren Knospen sich nicht im Kontakt befinden. . . 82
§ 5 Eigene Torsionsrichtung der Achse. 84
§ 6. Beziehung zwischen der Achsendrehung und Druckdrehung. . . . 88
§ 7 Neigung und Windung der Achse. 90
§ 8. Welkungstorsion der Achse. 92
VI. Drehung der Achse in ihrem Zusammenhang mit der Orientierungsbewegung der Blüten. 94
A Orientierungsbewegung der entblätterten Knospen. 95
§ 1. Das Verhalten der Blüten bei der inversgestellten Lage der Achse. 96
§ 2 Das Verhalten der Blüten bei horizontaler Lage der Achse. . . . 97
§ 3. Das Verhalten der Blüten in den geneigten Lagen der Achse, und die Einseitswendigkeit der Blüten. 99
§ 4 Das Verhalten der Blüten an horizontaler Klinostatenachse. . . . 103
B. Drehung der nicht senkrecht gestellten Ähren. 104
§ 1. Das Verhalten der Ähre an horizontaler Klinostatenachse . . . 104
§ 2 Das Verhalten der Ähre in inversgestellter Lage. 105
§ 3. Das Verhalten der Ähre in horizontaler Lage. 109
§ 4 Das Verhalten der Ähre in den geneigten Lagen. 113
VII. Allgemeines und Rückblick. 115
A Blattstellungslehre. 115
§ 1. Historisches. 115
§ 2 Die Entstehung des Blattes bei *Spiranthes*, und das Bildungszentrum. 118
§ 3 Organumriß und Organgröße 119
§ 4. Anschluß und Dédoublement. 120
§ 5 Regelmäßige Stellungen und rechtwinkliger Kontakt. 124
§ 6. Übergang der Reihen und Fibonaccische Variation. 130
§ 7. Allmähliche Übergänge in andere Reihen. 132
§ 8 Superposition, Vertizillation und unregelmäßige Stellungen. . . 134
§ 9. Beeinflußung der Blattstellung durch äußeren Druck. 140
§ 10 Stellungsverhältnisse der Seitenorgane außerhalb der Kegelfläche. 142
§ 11 Mechanische Verschiebung der Blütenknospen bei *Scilla japonica* Bak. 147

§12. Bedingungen für die mechanische Verschiebung. 147
B. Wachstumstorsion. 152
VIII. Übersicht der Ergebnisse. 154
Literaturverzeichnis 163

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1 (×1). Achselknospen nach der Fruchtzeit.
Fig. 2 (×1). Pflanze im Frühling.
Fig. 3 (×1). Ein Exemplar mit knollen- resp. fadenförmigen Wurzeln.
Fig. 4 (×1). Ein Exemplar mit gegabelten Wurzeln.
Fig. 5 (×1). Eine Pflanze, deren Grundachse stark verlängert ist.
Fig. 6 (×59). Eine Achselknospe mit adossiertem Vorblatt. M Mittelnerv des Tragblattes, S Scheitelfläche.
Fig. 7 (×59). Eine Achselknospe mit drei Vorblättern. Die Kegelbasis und der Mittelnerv sind stark nach rechts geneigt. Die Blattspirale ist linksläufig.
Fig. 8 (×59). Eine Achselknospe, deren Kegelbasis nicht sehr geneigt, deren Mittelnerv aber stark abgewichen ist. Blattspirale gleich linksläufig wie Fig 7.
Fig. 9 (×59). Eine Achselknospe, deren zweites Vorblatt noch mehr verbreitert ist.
Fig. 10 (×59). Medianlängsschnitt einer Achselknospe. Das adossierte Vorblatt ist noch nicht entstanden. T das Tragblatt.
Fig. 11 (×59). Ebensolcher. Das adossierte Vorblatt ist schon entwickelt.
Fig. 12 (×38). Querschnitt einer Achselknospe. S Vegetationsscheitel der Knospe, M Mittelnerv des Tragblattes, 1, 2,.....Nummer der Blätter. Die gerade Linie stellt die Medianebene der Scheitel dar. Der Mittelnerv ist nach rechts abgewichen und die Blattspirale ist linksläufig—ein normaler Typus.
Fig. 13 (×38). Ebensolcher. Der Mittelnerv ist rechts abweichend und die Spirale rechtsläufig—ein anomaler Typus.
Fig. 14 (×38). Ebensolcher. Das zweite Blatt erfährt eine Spaltung.
Fig. 15 (×13). Ebensolcher. Das zweite Blatt ist stark seitwärts gestellt. G Grundachse, W obere Flanke der Wurzel. Die Ansatzstelle der Knospe ist infolge der Wurzelentwicklung um 15° nach links gedreht.
Fig. 16 (×22). Querschnitt einer Knospe nach der Fruchtzeit.
Fig. 17 (×22). Querschnitt einer jungen Pflanze. Bei Blatt 8 ist die anodische Neigung der Insertionsstelle deutlich zu sehen.
Fig. 18 (×13). Querschnitt der Blattscheiden der in Fig. 2, Taf. I skizzierten Pflanze.
Fig. 19 (×22). Medianlängschnitt einer Pflanze, bei der schon zwei Achselknospen gebildet sind. S Sproßscheitel, W Wurzel, Ax. 1 u. 2 Achselknospen von oben numeriert. Bei Ax. 2 ist allerdings nur die seitliche Scheidenrinne ersichtlich.
Fig. 20 (×22) Ebensolcher. S und S_1 Blütenstengel. Die höchste Achselknospe S_1 hat sich hier als diesjähriger Blütenstengel entwickelt. a adossiertes Vorblatt.

Tafel II.

Fig. 21 (×59). Oberflächenansicht des Vegetationsscheitels einer jüngeren Infloreszenz.

Fig. 22 (×38). Medianlängsschnitt von ebensolchem Vegetationsscheitel.

Fig. 23 (×38). Ebensolcher.

Fig. 24 (×13). Medianlängsschnitt einer eben über den Boden hervorgesprossenen Ähre.

Fig. 25 (×13) Ein Tangentialschnitt derselben. Die gerade Linie stellt die kathodische Neigung des Polsters 6 dar.

Fig. 26 (×59). Querschnitt einer jüngeren Ähre.

Fig. 27 (×38). Ebensolcher, etwas ältere Stufe. Der Übergang der Stengelblätter in die Deckblätter ist zu sehen. 1–3 Stengel-, von 4 an Deckblätter.

Fig. 28 (×22). Ebensolcher schon ziemlich entwickelt. Die Blütenknospen sind infolge der Druckwirkung mehr oder minder eckig.

Fig. 29 (×13). Ebensolcher. Ein Dédoublement der Blütenknospen 9 und 10 ist zu sehen.

Fig. 30 (×13). Ebensolcher desselben Exemplars. Der Schnitt ist etwas tiefer gemacht. Die Blüten 1, 2, 3; 4, 5, 6; 7, 8, (9 und 10) und 11, 12, 13 sind etwa quirlständig, von 14 an ist aber die Stellung in den umgekehrtläufigen 3^{er} und 4^{er} Kontakt übergegangen.

Fig. 31 (×173). Vegetationsscheitel der Infloreszenz von Fig. 22, Taf. II. K und K^2 Knospenanlage, B_2 und B_3 Blattanlage, S Stammfläche, und 3333 die erste perikline Zellteilung von B_3.

Fig. 32 (×13). Querschnitt einer dicken Infloreszenzachse mit normalem Kontakt 2 und 3. Der Schnitt ist nahe der Ansatzstelle der Knospe gemacht. B Blütenspuren, M Mittelnerv, L Lateralnerven des Deckblattes.

Fig. 33 (×13). Ebensolcher von einer schlanken Achse.

Fig. 34 (×13). Ebensolcher von einer Achse mit dreizähligem, alternierendem Quirl, nahe der Ansatzstelle der Knospen.

Fig. 34' (×13). Ebensolcher derselben Achse, nahe dem nächst unteren Quirl.

Fig. 35 (×22) Querschnitt eines jüngeren Blütenstengels. i innerer, a äußerer Kreis der Mestomstränge, M Mittelnerv, L Lateralnerven des unmittelbar darüber eingefügten Blattes, R Rindenschicht, und P Prosenchymscheide.

Tafel III.

Fig. 1 (×⅔) Gesamtansicht der Pflanzen zur Blütezeit. Zwei Schwesterähren mit vorjährigen Wurzeln Vw sind infolge der Dickendifferenz der Infloreszenzachse verschiedenartig aufgelöst. Beide Spiralen sind linksläufig. Bei der größeren sind die Knospen regellos oder nicht gewendet, die Achsenstreckung ist auch sehr schwach; bei der kleineren ist aber die Spirale stark aufgelöst.

Fig. 2 (stark verkleinert). Frei wachsende *Spiranthes*-Ähren vor dem Gebäude des Instituts.

Fig. 3 (×1). Formen der Ähren. (Alle rechtsläufig und rechtswendig).

a. Eine dickere, kürzere Ähre. Die ursprüngliche kathodische Neigung der Knospen erleidet anfangs eine anodische Verschiebung (Blüte Nr. 19). (Erste anodische Verschiebung!) Da aber die nastische Krümmung dabei noch nicht in Kraft getreten ist, so ist die Knospe (14) durch die akrofugale Wirkung der 3er oberen (17) wieder kathodisch verschoben worden. (Zweite kathodische Verschiebung!) Dann ist der 5er Spitzenkontakt entstanden (9 auf 14), der aber bald infolge der lebhaften Streckung der Achse wieder unwirksam wird. Die Knospe wird nun von der 3er oberen (z. B. 6 von 9) kathodisch gewendet. (Normale kathodische Wendung!) Der 2er Kontakt ist erst später entstanden (6 auf 8), übt aber keinen wirksamen Einfluß auf die Wendung aus.

b. Ähnlich wie a.

c. Eine dickere, sich lebhaft streckende Ähre. Die jüngeren Knospen sind deutlich in fünf 5er Zeilen angeordnet. Bei 18 ist eine schwache anodische Verschiebung bemerkbar, bei 10 ist aber der 5er Kontakt (10 auf 15) schon unwirksam geworden, während der Kontakt mit der 3er oberen (10 u. 13) und 2er unteren (10 u. 8) eben wirksam geworden ist. Die Knospe 10 hat sich daher kathodisch gewendet wie die übrigen.

d. Eine sich lebhaft streckende Ähre. Der 5er Kontakt ist infolge der Streckung und Drehung der Achse schon früher erloschen, und die Knospen alle gleich kathodisch geneigt, so daß die anodische Verschiebung nicht zu bemerken ist. Beim mittleren Teil der Ähre sind die drei 3er Zeilen infolge der Drehung der Achse geradlinig geworden.

Fig. 4 (×1). Achselknospen nach der Fruchtzeit. Die Rosettenblätter sind schon abgestorben und drei Knospen sind sichtbar geworden, unter denen die oberste am größten ist.

Fig. 5 (×1). Formen der Ähren.

a. R.[1]) Eine kurz zusammengedrängte Ähre, bei der infolge der schnelleren Streckung der unteren Knospen ein 8er Kontakt entstanden ist (2 auf 10). Derartige Knospen blühen meist ungewendet auf.

b. Rl. Die Stützung der 5er oberen (15 auf 10) und die akropetale Wirkung der 3er unteren (7 auf 10 und 10 auf 13) sind deutlich zu sehen.

c. Rr. Eine glatt aussehende Ähre. Die Entwicklung der sukzessiven Knospen ist sehr langsam wie bei dem *crispata*-Typus (Fig. 15, Taf. III).

1) R Grundspirale rechts-, L linksläufig; r Blüten rechts-, l linkswendig.

d. Ll. Ebensolche.

Fig. 6 (×9/8). Ll. Eine Ähre, deren untere Knospen sowie zugehörige Polster infolge einer mechanischen Beschädigung in ihrer weiteren Entwicklung gestört worden sind—die Grunachse nahe der Blütenstengelbasis war von einem unterirdischen *Zebia*-Sproß durchgebohrt worden. Keine Drehung ist bemerkbar.

Fig. 7 (×9/15). Die Entwicklungsschnelligkeit der Ähren und der Auflösungsgrad der Spiralen. Die jüngeren Knospen sind bei a und d noch dicht zusammengedrängt, bei b und e etwa bis auf 1/3 aufgelöst, und bei c und f noch mehr. Die Blütenspirale ist aber bei a bis auf 1/4, bei b bis auf 1/3, bei c bis auf 1/10 aufgelöst, und bei d, e und f ist die Spirale annähernd gerade. Die Entwicklungsschnelligkeit und der Auflösungsgrad sind mithin nicht immer gleichlaufend.

Fig. 8 (×9/10). Verschiebung und Wendung der Ähren.

a. L. Eine kurz zusammengedrängte Ähre, bei der die Verschiebung und Wendung etwa gleichzeitig aufgetreten und die Blüten von Anfang an anodisch gewendet sind.

b. R. Die Knospen im mittleren Teil der Achse haben eben begonnen, sich anodisch zu wenden.

c. R. Eine anodische Wendung ist eben im Begriff vor sich zu gehen.

d. L. Ähnlich wie bei c, aber mit zahlreichen ungewendeten Knospen.

e. L. Die anodische Wendung hat begonnen aufzuhören.

Fig. 9 (×11/12). Verschiebung und Wendung der Ähren.

a. R. Eine sich lebhaft streckende Ähre. Der 5er Kontakt ist schon früher erloschen.

b. R. Eine Ähre, deren Achsenstreckung mäßig und deren Drehung sehr gering ist.

c. L. Eine Ähre, deren anodische Verschiebung unmittelbar in die Wendung übergegangen ist.

d. R. Eine zusammengedrängte Ähre. Bei 13 ist die anodische Verschiebung deutlich zu sehen. Ob aber die anodische Wendung verwirklicht worden sein würde oder nicht, ist damit noch nicht zu entscheiden, denn die wirksame Knickung tritt hier ziemlich viel später ein.

e. L. Eine junge zusammengedrängte Ähre, bei der ein 8er Kontakt (3 auf 11) zu sehen ist.

Fig. 10 (×1). Eine stark wachsende, aber sich nicht lebhaft drehende Ähre.

Fig. 11 (×9/10). Gegabelte Ähren im Knospenzustand.

Fig. 11c' (×9/10). Der erwachsene Zustand von Fig. 11c.

Fig. 12 (×5/6). Formen von gedrängten Ähren.

Fig. 13 (×5/6). Dieselben Ähren nach 6 Tagen.

Fig. 14 (×5/6). Jüngerer Zustand einer Ähre mit dem Kontakt 3 und 5. Der ausgewachsene Zustand ist in Fig. 27, Taf. IV zu sehen.

Fig. 15 (×1). Ähren, die der *Spiranthes australis var. crispata* Blume entspricht. Die Drehung ist meist sehr wenig lebhaft.

Fig. 16 (×1). Eine Form der Ähre. Die Knospen wenden sich anfangs infolge ihrer Gastronastie auswärts, so daß der Kontakt verschwindet. c und d sind Schwesterähren. Die unterste Knospe von d ist in Fig. 3, S. 124 vergrößert gezeigt.

Tafel IV.

Anomale Ähren.

Fig. 17 (×1). Am unteren Teil der Ähre ist eine zweireihige Spirale zu sehen, deren Blüten ursprünglich im Kontakt L. 3 und 5 angeordnet waren; oben sehen wir eine einreihige Spirale mit R 3 und 4. Die Grundspirale ist von 21 an umgewendet. (Vgl. auch Fig. 42, Taf. II).

Fig. 18 (×1). Unten eine Übergangsstelle von L. 2 und 3 in 3 und 3, dann in R. 3 und 4. 16 die Wendeblüte der Grundspirale. I, II,.....Nummer der Quirle.

Fig. 19 (×$^5/_6$).

a. R. 2 und 3 in L. 3 und 4 mit einigen anodisch gewendeten Übergangsblüten. 24 eine Wendeblüte.

b. L. 2 und 3 in 3 und 3. Oben sind die Blüten infolge der geringen Achsendrehung nicht gewendet.

c. R. 2 und 3 in 3 und 3. Oben ist die Achse schlank und geneigt.

d. R. 2 und 3 in 3 und 3.

Fig. 20.

a (×1). R. 2 und 3. Eine Ähre mit vier verwachsenen Stengelblättern. Die Insertionsstelle der Blätter ist etagenlinig und die Zwangsdrehung des Stengels ist deutlich zu sehen. Der Kontakt 2 und 3 der Knospen ist am unteren Teil sehr unregelmäßig und die Knospen haben sich anodisch gewendet.

b (×$^{23}/_{25}$). R. 2 und 3 in 3 und 3.

c (×$^{13}/_{25}$). L. 2 und 3; 31 ein Dédoublement; von 31 an der Kontakt 3 und 3.

d (×$^{23}/_{25}$). L. 2 und 3 in R. 3 und 4 mit zahlreichen anodisch gewendeten Blüten. 24 eine Wendeblüte.

e (×$^1/_2$). Eine gegabelte Ähre. Die Stellung ist ganz regellos. Der rechte Zweig ist nochmals gegabelt.

Fig. 21 (×1). Gegabelte Ähren.

a. Unten ist die Stellung unregelmäßig, nach der Gabelung zeigt der linke Zweig L. 2 und 3, der rechte aber 2 und 2.

b. Unten ein unregelmäßiger Kontakt 3 und 3; beide Zweige zeigen den 2 und 2.

Fig. 22 (×$^5/_7$). Zwei Ähren mit dekussierter, etwas unregelmäßiger Stellung.

Fig. 23 (×$^{35}/_{37}$). Unten R. 2 und 3; nach zwei Dédoublements 32 und 34 ist die Spirale von 34' an plötzlich L 2 und 3 geworden.

Fig. 24 (×3/4). Eine frühere Stufe von einer in Fig. 18 gezeigten Ähre. Eine von den rechtsläufigen drei 3er Zeilen ist von 21 an verzweigt und stellt dann zwei der vier 4er Zeilen vor. Bei B sind die etwas aufgelösten, rechtsläufigen vier 4er Zeilen, bei A aber die linksläufigen sieben 7er Zeilen sichtbar.

Fig. 25 (×ca 11/10). Die Stellung ist erst unregelmäßig und bei A etwa zu einem dreizähligen Scheinquirl geworden, dann ist die Stellung aber wieder regelmäßig geworden.

Fig. 26 (×1). Eine Ähre mit unregelmäßiger Stellung sowie mit zwei Dédoublements 6 (6 u. 6′) und 13 (13 u. 13′) und einem Détriplement 20 (20 20′ u. 20″). Dédoublement 6 (6 u. 6′) ist aber völlig gespalten. Die Stellungsverhältnisse entsprechen unten dem Kontakt R. 3 und 4, nach 20 sind sie aber immer unregelmäßiger geworden; sie entsprechen annähernd dem Kontakt R. 5 und 6, dann 6 und 6.

Fig 27 (×1)

a. R. Eine anodisch gewendete Ähre mit normaler Stellung. Unten die zweireihigen Blütenspiralen, oben die anodische Verschiebung noch sichtbar.

b. Eine Ähre mit dem Kontakt L. 3 und 5, der nach oben in den R. 3 und 4 übergegangen ist wie bei Fig. 17. Unten die anodisch gewendeten zweireihigen Spiralen, oben eine kathodisch (gleich nach rechts) gewendete einreihige Spirale. Ein jüngerer Zustand ist in Fig. 14, Taf. IV gezeigt. 16 eine Wendeblüte der Grundspirale.

c. L. Eine sehr kleine Ähre in normaler Stellung.

d. L. Eine kleine, aber nicht stark gedrehte Ähre.

Fig. 28 (×1). R. 2 und 3 in L. 3 und 4. Die linksläufigen zwei 2er Zeilen der unteren Stellung sind von 31 und 32 an je einmal verzweigt und in die vier 4er Zeilen der neuen Stellung übergegangen. (Vgl. Fig. 43, Taf. II).

Fig. 29 (×1). Der ursprüngliche Kontakt L. 2 und 3 ist nach einem Dédoublement 34 (34 u. 34′) plötzlich in den R. 3 und 4 übergegangen.

Tafel V.

Fig. 30 (×1).

a. R. Eine Ähre, deren Deckblätter umgestülpt (1, 2 u. 3) oder abgeschnitten (4.....) worden sind.

b. R. Eine Ähre mit anodisch gewendeten Blüten. Oben ist aber wieder die kathodische Wendung hergestellt worden.

Fig. 31 (×7/8). Ähren mit anodisch gewendeten Blüten.

a. R. Die anodische Wendung beginnt eben bei 9.

b. L. Die Blüten sind von der unteren an anodisch gewendet und der Vorgang hat sich weiter fortgepflanzt.

c. L. Die anodische Wendung hat vom mittleren Teil der Ähre an begonnen und ist noch im Gang.

Fig. 32 (×$^{8}/_{11}$). Ähren, deren Blüten künstlich anodisch gewendet wurden. Bei A, B und C sind die Spiralen, wegen des Unterbrechens der künstlichen Behandlung und der infolgedessen entstandenen kathodischen Drehung der Achse, stark zersetzt. Am oberen Teil der Ähren sind die Knospen deutlich kathodisch geneigt.

Fig. 33 und 34 (×$^{11}/_{12}$). Drei frische Ähren (33), die sich nach dem Verwelken und Vertrocknen doch stark in dieselbe Richtung gedreht haben (34).

Fig. 35 (×1). Drehung einer Ähre, deren Blüten vorher abgeschnitten wurden.

Fig. 36 (×$^{4}/_{7}$). Antidrome Spiralen von normalen Ähren. Bei a ist die Spirale erst homodrom, dann etwa gerade, weiterhin stark antidrom und zuletzt wieder etwa gerade; bei b ist die Spirale aber von Anfang an antidrom. Die Achsenwindung ist deutlich zu sehen.

Fig. 37 (×1). Eine schwach gedrehte Ähre.

Fig. 38 (×1). Eine Ähre, deren obere Blüten noch nicht aufgeblüht sind, deren Achsendrehung aber schon stark fortgeschritten ist

Fig. 39 (×1). Ähren, deren Achsen stark gewunden sind. Bei a sind die Spirale und Achsenwendung homodrom, bei b aber antidrom wie bei Fig. 36.

Fig. 40 (×1). Ähren, deren Blüten und Knospen, zwecks der Demonstration der Achsenwindung, abgeschnitten sind.

a. R. Eine dickere Achse, deren Windung nicht bemerkbar ist wie bei Fig. 7a, Taf. III. Bei A sind die Polsterverdickungen in rechtsläufiger Anordnung deutlich zu sehen.

b. L. Eine homodrom gewundene Achse wie bei Fig. 39a.

Fig. 41 (×$^{5}/_{8}$). Die Auflösungsweise von Ähren, deren Spitzenrotation verhindert wurde.

a. L. Mit einem Wendepunkt in $\frac{r}{l}$

b. L. Wendungsrichtung sehr mannigfaltig, mit einigen ungewendeten Blüten.

c. L. Sämtliche Blüten sind linkswendig, die Drehung ist aber stark vermindert.

d. L. Wendungsrichtung sehr mannigfaltig.

Fig. 42 (×1). Eine Ähre mit schwach ausgebildeten Fruchtknoten und Polstern. Die Achsendrehung sowie die dorsinastische Knickung sind sehr schwach.

Fig. 43 (×$^{11}/_{10}$). Auflösung und Wendung einer halbierten Ähre, von oben gesehen.

Fig. 44 (×$^{9}/_{8}$). Dieselbe, von vorn gesehen.

Tafel VI.

Fig. 45 (×1). Ähren an der horizontalen Klinostatenachse. Die Blüten sind entblättert.

Fig. 46 (×$^{9}/_{8}$). Eine Ähre an der horizontalen Klinostatenachse.

Fig. 47 (×1). Täglicher Verlauf der Auflösung bei einer schlanken Ähre

Fig. 48 ($\times^{8}/_{7}$). Auflösung einer Ähre, deren Kronen vorher abgeschnitten wurden.

Fig. 49 ($\times 1$).

a und c. Auflösung der Ähren, deren Knospen abgeschnitten worden waren.

b. Auflösung einer Ähre, deren Knospen mit Ausnahme der Deckblätter abgeschnitten wurden.

Fig. 50 und 51 ($\times 1$). Auflösung einer Ähre bei horizontaler Lage der Achse. Die Spitzenrotation ist verhindert. 50 von oben, und 51 von unten gesehen.

Fig. 52 ($\times^{5}/_{8}$). Auflösung von Schwesterähren von annähernd gleicher Größe bei inverser Lage und unter ungleicher Zugwirkung von 9.6 (bei a) resp. 1.4 gr (bei b).

Fig. 53 ($\times^{4}/_{7}$). Auflösung einer Ähre in der inversen Lage. Die Achse ist infolge schwaches Zugs gewunden.

Fig. 54 ($\times 1$). Zwei entblätterte Ähren in einer inversen (a) resp. stark abwärts (Zenithswinkel von 175°) geneigten Lage.

Fig. 55 ($\times^{10}/_{13}$). Orientierungsbewegung von entblätterten Knospen in inverser Lage.

Fig. 56 ($\times^{5}/_{7}$). Ebensolche. Die jüngeren Knospen sind aber von 36 an nicht entblättert. Das Bestreben der Aufwärtsbewegung ist jedoch bei ihnen deutlich zu sehen.

Fig. 57 ($\times^{13}/_{16}$). Auflösungsgrad der Ähren bei inverser Lage. Bei a ist der Grad am größten, und bei c am kleinsten.

Tafel VII.

Fig. 58 ($\times^{13}/_{16}$). Auflösung einer Ähre bei horizontaler Lage der Achse. Von oben gesehen. Der Auflösungsgrad ist bei a am größten und bei d am kleinsten.

Fig. 58' ($\times^{8}/_{13}$). Ebensolche. Seitenansicht.

Fig. 59 ($\times^{13}/_{16}$). Ebensolche von unten gesehen.

Fig. 60 und **Fig. 61** ($\times^{13}/_{16}$). Orientierungsbewegung von entblätterten Knospen bei horizontaler Lage. 60 von oben, 61 von der Seiten gesehen.

A. Knospen an der oberen Seite der Achse.

B. Knospen an der unteren Seite der Achse.

C. Eine Knospe, deren Krone sich auf der kathodischen Seite (von oben gesehen) befindet, deren Ansatzstelle aber auf der anodischen Seite ist.

D. Knospen auf der anodischen Seite der Achse.

Fig. 62 ($\times$ ca $^{3}/_{4}$). Auflösung der Ähren bei einem Zenithwinkel von 150°.

a. normale. b. entblätterte Ähre. Seitenansicht.

Fig. 63 ($\times^{3}/_{4}$). Ebensolche von 30°.

Fig. 64 ($\times^{11}/_{14}$). Ebensolche von 45°

Fig. 65 ($\times^{26}/_{25}$). Ebensolche von 135°. a entblätterte, b normale Ähre.

Fig. 66 ($\times$ ca $^{1}/_{1}$). Ebensolche von 165°.

Fig. 67 ($\times$ ca $^{1}/_{1}$). Ebensolche von 165°. Schief von vorn gesehen.

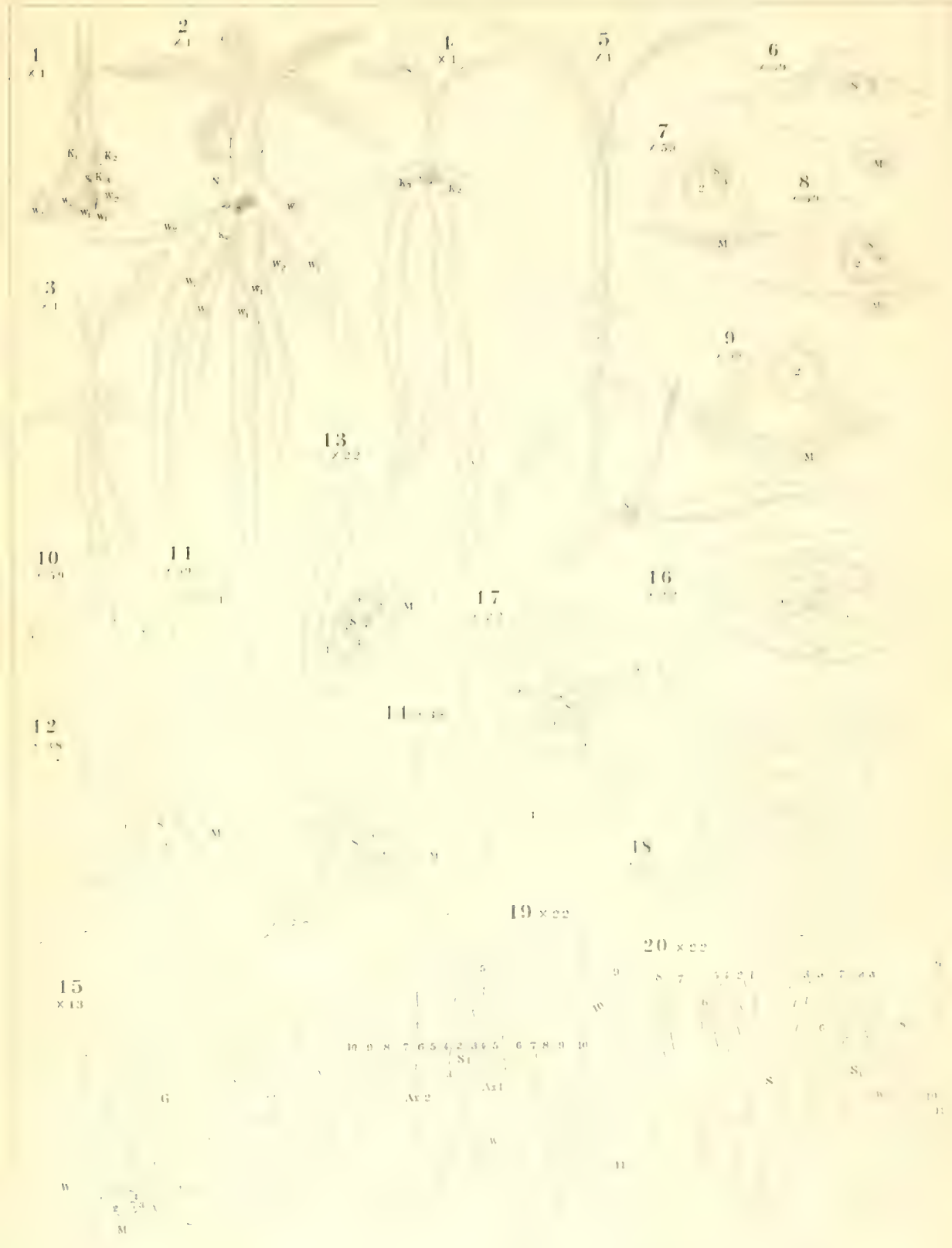
Fig. 68 ($\times^{5}/_{7}$). Ebensolche von 60°.

Fig. 69 ($\times^{11}/_{16}$). Auflösung von Schwesterähren, deren Achsen aufrecht resp. wagrecht gestellt sind.

Fig. 70 ($\times^{7}/_{12}$). Ebensolche nach einer Woche.

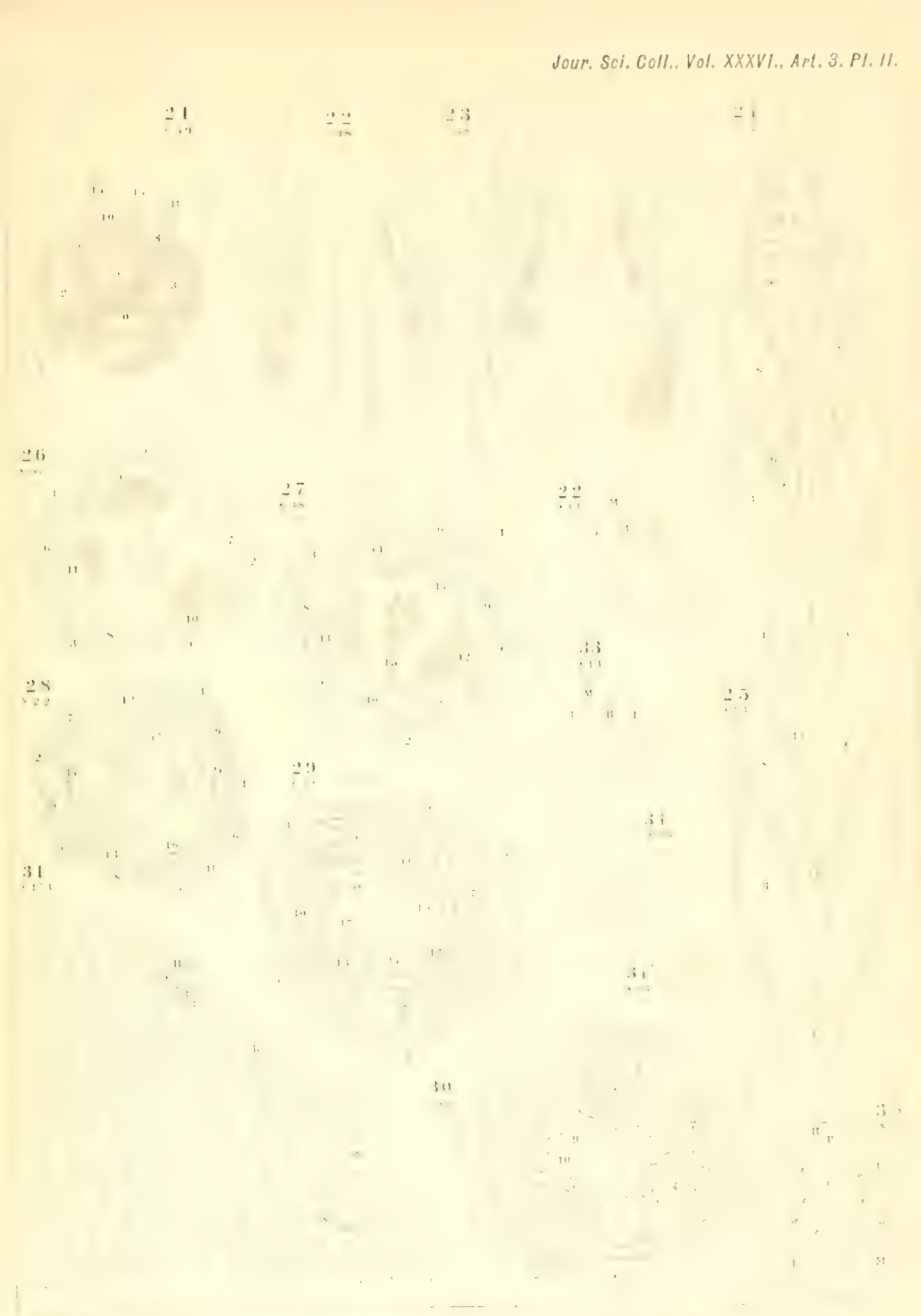
Fig. 71 ($\times^{9}/_{10}$). Eine Blütenspindel von *Scilla Japonica* Bak. Unten der rechtwinklige Kontakt 5 und 8, dann nach oben der 3, 5 u. 8, der 3 und 5 und schließlich der 2, 3 und 5.

Published March 30th, 1914.



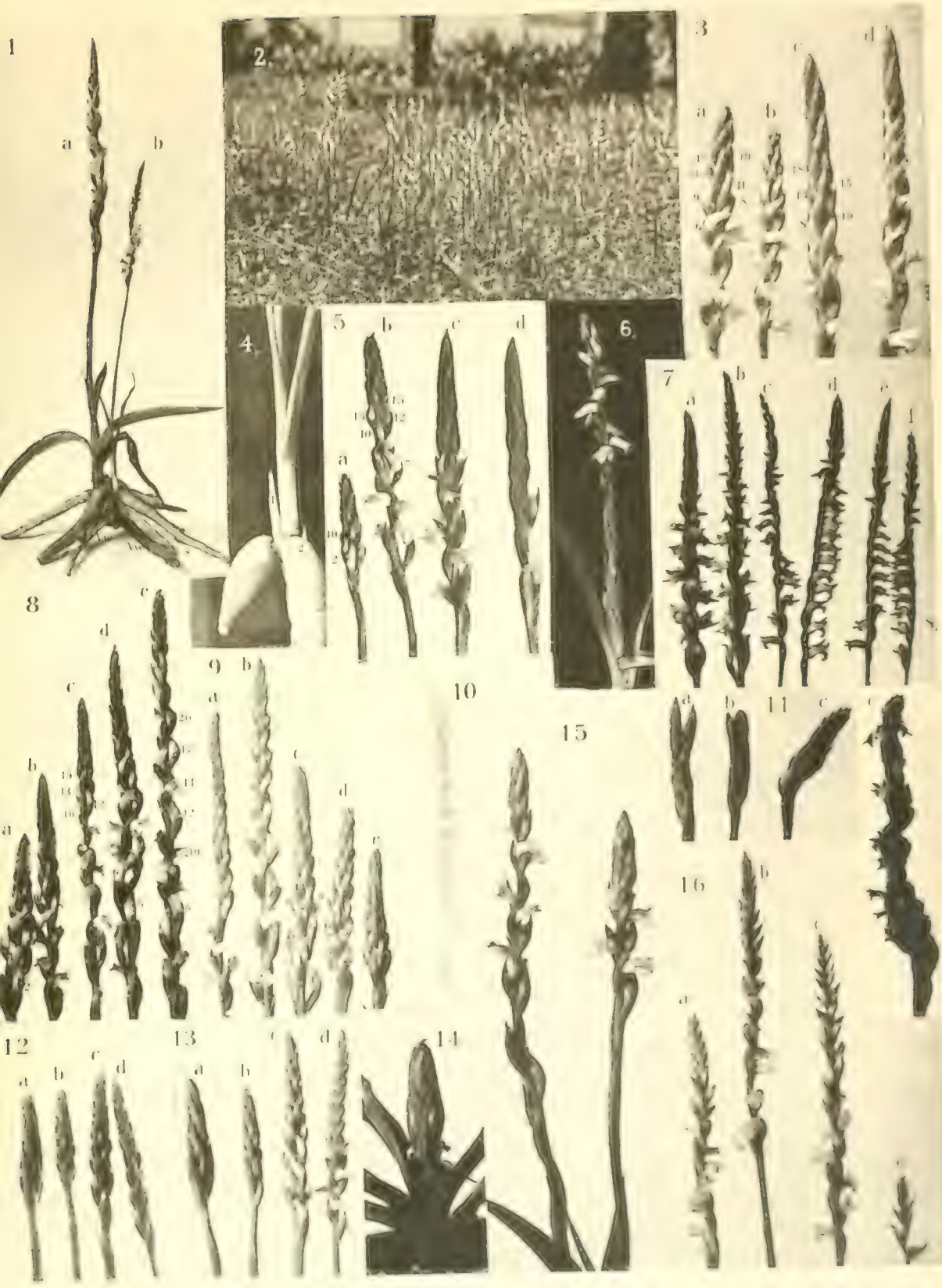
KORIBA PHOT.

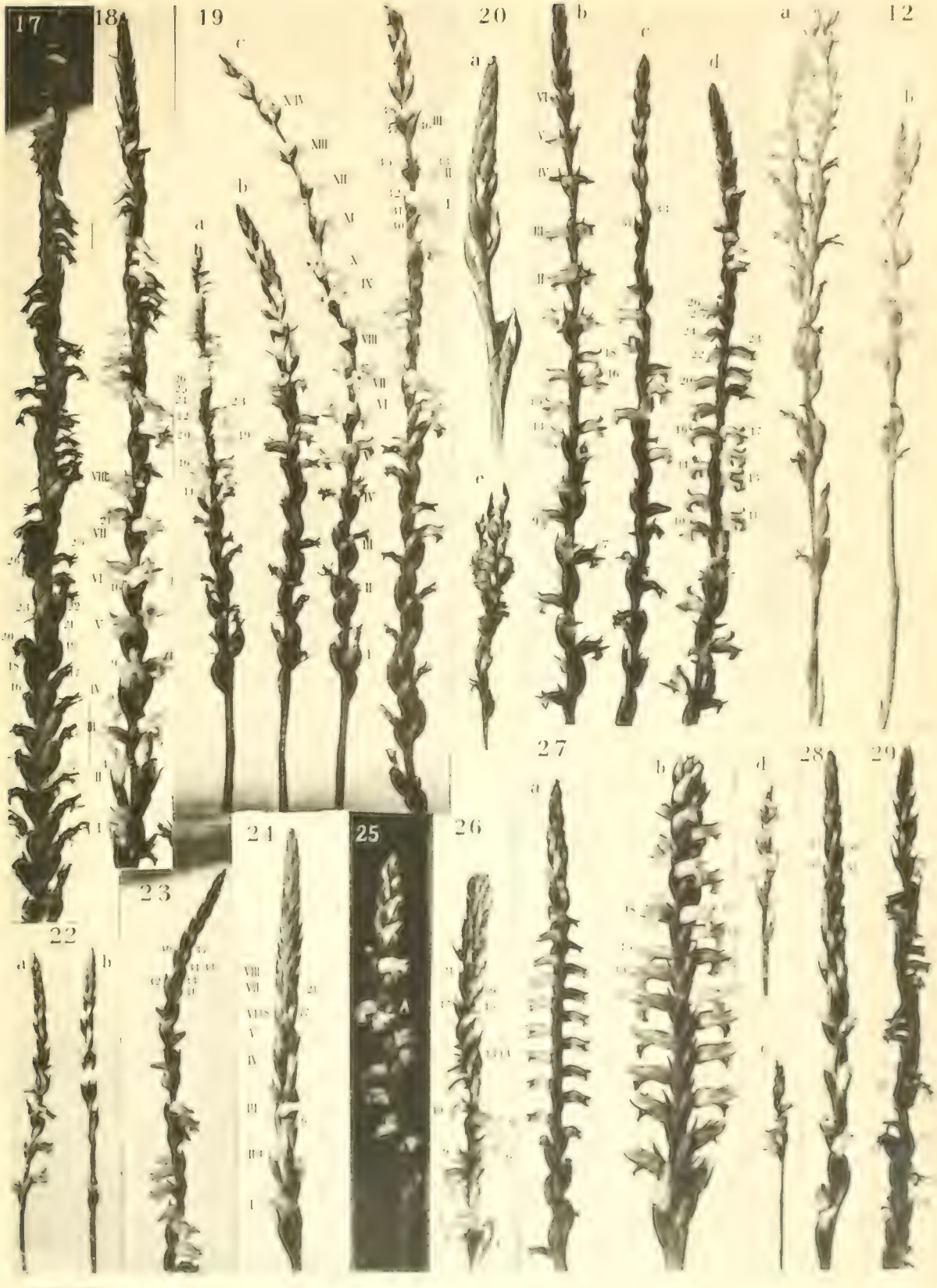
Korika : Mechanisch-physiologische Studien über die Drehung der *Spiranthes*-Ähre.



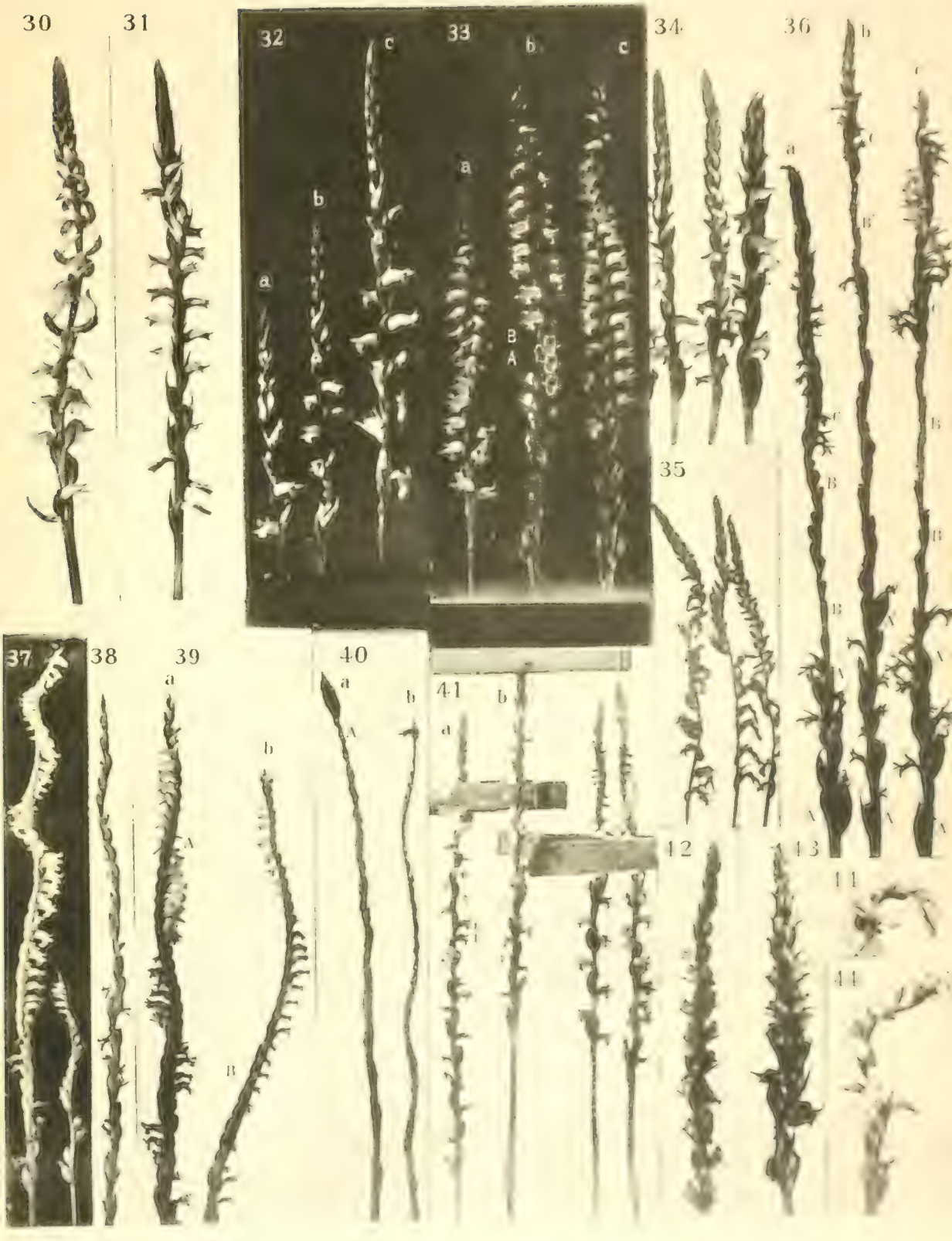
KORIBA PHOT.

Koriba : Mechanisch-physiologische Studien über die Drehung der *Spiranthes*-Ähre.

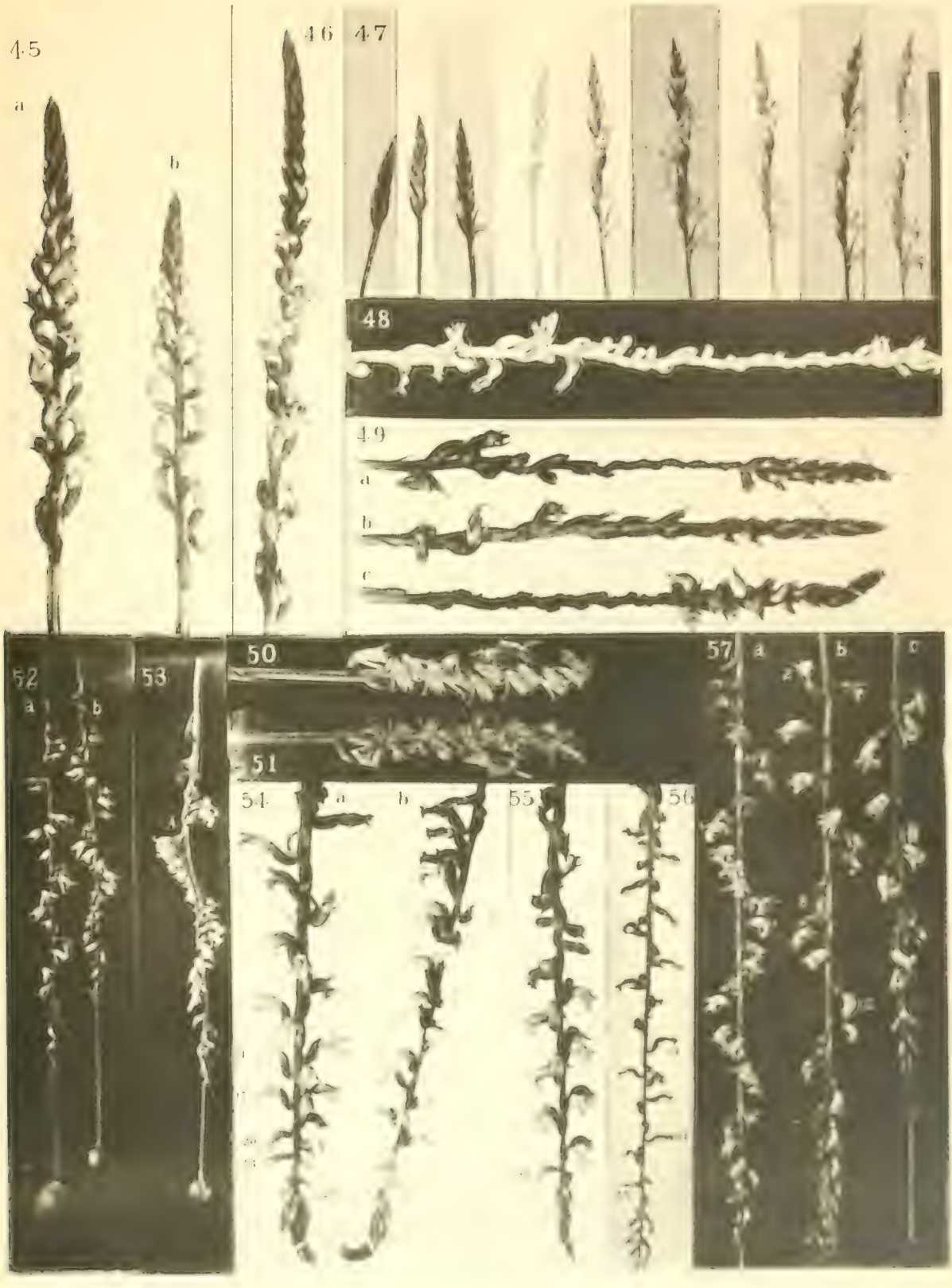

1
a
b
2.
3
a
b
c
d
4.
5
a
b
c
d
6.
7
a
b
c
d
e
f
8
9
10
11
15
16
12
13
14
KORIBA PHOT.

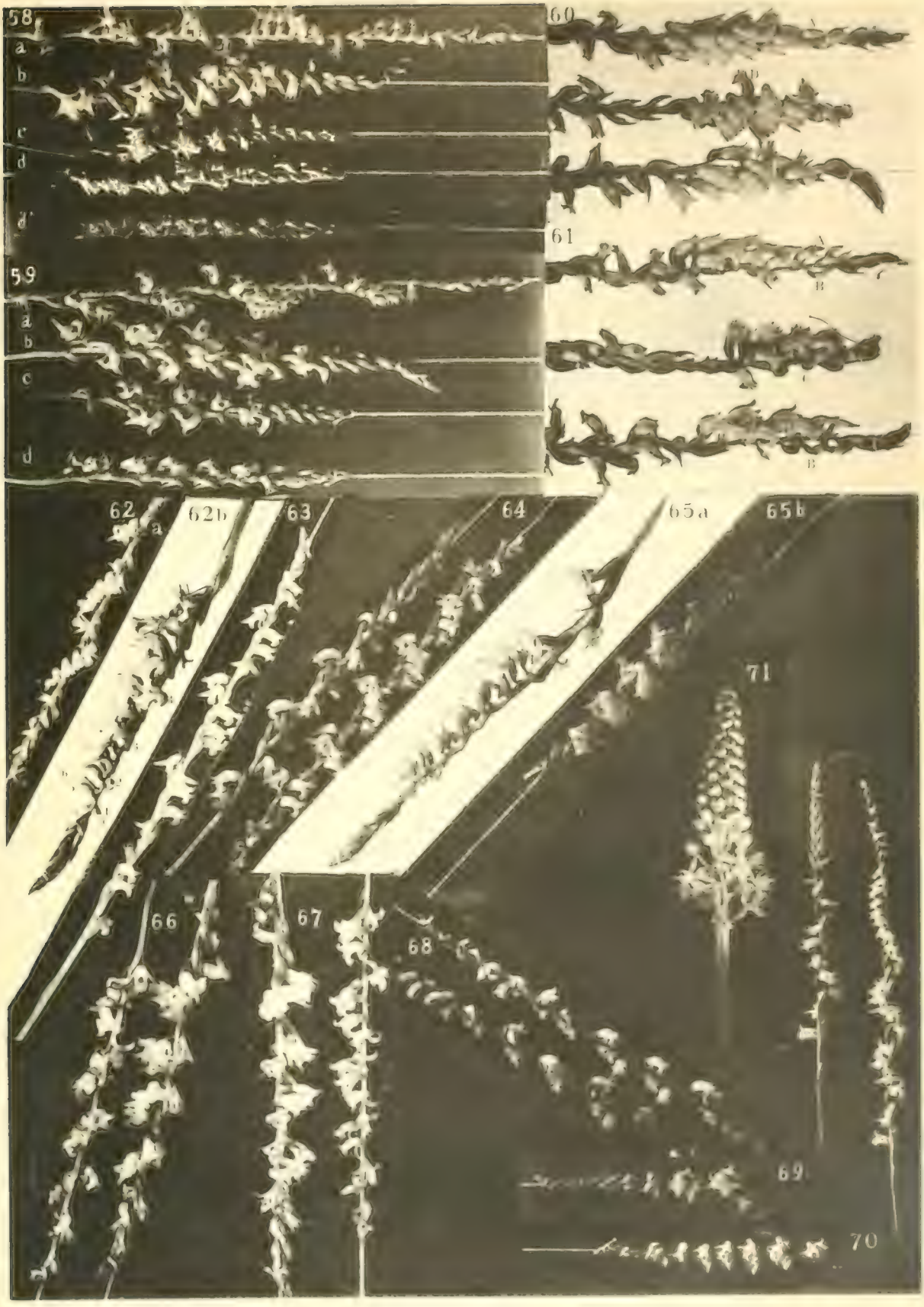


Koriba: Mechanisch physiologische Studien über die Drehung der *Spiranthes*-Ähr



Koriba: Mechanisch-physiologische Studien über die Drehung des Sprosses. Abh.


45
a
b
46
47
48
49
a
b
c
50
51
52
a
b
53
54
a
b
55
56
57
a
b
c


58
a
b
c
d
d'
59
a
b
c
d
60
61
62
62b
63
64
65a
65b
66
67
68
69
70
71

Vol. XXXVI., Art. 6, published March 30th, 1914.
Price in Tokyo, ... Yen 2.00.

This Journal is on sale at

Z. P. MARUYA & Co., Ltd.
TORI SANCHOME, NIHONBASHI, TOKYO.

GEISER & GILBERT.
OGAWAMACHI 40, KANDA, TOKYO.

R. FRIEDLÄNDER & SOHN,
CARLSTRASSE 11, BERLIN N. W.

OSWALD WEIGEL,
KÖNIGSTRASSE 1, LEIPSIC.

大正三年三月二十七日印刷
大正三年三月三十日發行

編輯兼發行者　東京帝國大學

印刷者　東京市日本橋區兜町二番地　神谷岩次郎

印刷所　東京市日本橋區兜町二番地　東京印刷株式會社

賣捌所　東京市日本橋區通三丁目十四番地　丸善株式會社書店

NOTICE

Vol. XXIX.:

Art. 1. Under press.

Art. 2. K. Mitsukuri:—Studies on Actinopodous Holothurioidea. *With 8 plates.* Publ. July 10th, 1912.

Vol. XXX—XXXIII. have been completed.

Vol. XXXIV.:

Art. 1. Under press.

Art. 2. G. Koidzumi:—Conspectus Rosacearum Japonicarum. Publ. October 28th, 1913.

Vol. XXXV.:

Art 1. C. Eliot:—Japanese Nudibranchs. *With 2 plates.* Publ. July 18th, 1913.

Art. 2. F. Lebwohl:—Japanische Tetraxonida. I. Sigmatophora und II. Astrophora metastrosa. *Mit 9 Tafeln.* Publ. March 15th, 1914.

Art. 3. Under press.

Art. 4. E. Nomura:—On Two Species of Aquatic Oligochaeta. *With 34 figures in text.* Publ. October 30th, 1913.

Art. 5. F. Lebwohl:—Japanische Tetraxonida. III. Euastrosa und IV. Sterrastrosa. *Mit 2 Tafeln.* Publ. March 15th, 1914.

Art. 6. K. Kôketsu:—Studien über die Milchröhren und Milchzellen einiger einheimischer Pflanzen. *Mit 3 Tafeln.* Publ. December 25th, 1913.

Vol. XXXVI.:

Art. 1. T. Takenouchi:—On the Classes of Congruent Integers in an Algebraic Körper. Publ. November 7th, 1913.

Art. 2. T. Koshiyl:—Über die charakteristischen Streifen eines Systems der partiellen Differentialgleichungen erster Ordnung mit mehreren abhängigen Variablen. Publ. November. 7th, 1913.

Art. 3. K. Komiya:—Mechanisch-physiologische Studien über die Drehung der Spiranthes-Ähre. *Mit 7 Tafeln und 14 Textfiguren.* Publ. March 30th, 1914.

Art. 4. R. Torii et Kimiko Torii:—Études Archéologiques et Ethnologiques. Populations Primitives de la Mongolie Orientale. *Avec de nombreuses illustrations, 12 planches et 1 carte.* Publ. March 29th, 1914.

Art. 5. Under press.

PRINTED BY THE TOKYO PRINTING CO., LTD.

QL 66 .S66I K67
Koriba, Kwan/Mechanisch-physiologisch
3 5185 00060 514